

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Dagmar Kaltenhäuser

aus Berlin

München 1970



Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen

Über Evolutionsvorgänge in der Schwimmentenbalz

VON DAGMAR KALTENHÄUSER

Mit 18 Abbildungen

Eingegangen am 1. 3. 1971

Inhalt: Einleitung S. 481. — Material und Methoden S. 482. — Vorkommen und Funktion der vier Balzbewegungen S. 483. — A. Vergleich der Balz der Schwimmentenarten: 1. Form der Bewegungsweise Grf, Kzh, Abf und Afr S. 487. — 2. Unterschiede der Bewegungsdauer S. 493. — 3. Die Geschwindigkeit des Balzablaufs S. 494. — 4. Starre Bewegungsfolgen, a) Beschreibung der Artunterschiede S. 495. — b) Sequenzen, die nur durch Außenreiz-Folgen ausgelöst werden und ihre Unterschiede zu Koppelungen S. 498. — c) Untypische Koppelungen bei Einzeltieren S. 499. — d) Mögliche phylogenetische Grundlagen für die Grf-Kzh-Koppelung S. 500. — e) Funktion der Sequenzbildung S. 504. — 5. Das Fehlen von Bewegungsweisen S. 504. — B. Untersuchung der „Fehlstellen“ in der Balz: 1. Ontogenese der Balzbewegungen, Methode und Material S. 505. — a) Die zeitliche Einordnung der ersten Balzbewegungen S. 506. — b) Die sozialen Reize in der Jugendbalz S. 507. — c) Die Bewegungsweisen der Jugendbalz S. 509. — d) Entwicklung der Form der Balzbewegungen S. 509. — e) Die Entwicklung der Erwachsenenbalz S. 511. — f) Die Entwicklung der arttypischen Koppelungen S. 516. — g) Diskussion der Ergebnisse S. 516. — h) Zusammenfassung der Ontogenese-Ergebnisse S. 518. — 2. Untersuchung von Artbastarden: a) Bewegungsform und -auftreten S. 518. — b) Die Koppelungsgruppen der Mischlinge S. 520. — 3. Diskussion der Ergebnisse zum Fehlen von Verhaltensweisen S. 522. — C. Aussagen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anatini S. 526. — D. Homologisierung von Komplexbewegungen S. 528. — E. Mögliche Ursachen für die Reduktion auffälliger Farb- und Verhaltensmerkmale S. 531. — Zusammenfassung S. 536. — Summary S. 538. — Literaturverzeichnis S. 539.

Einleitung

Die Gänse- und Entenvögel gehören zu den ethologisch am besten untersuchten Tiergruppen. Bei der Klärung von Methoden und Zielen der Verhaltensforschung spielten Verhaltensstudien an Anatiden eine wesentliche Rolle.

1911 zeigte O. HEINROTH an ihnen, wie man Verhaltensmerkmale in der Systematik verwenden kann. Dieses Werk wurde von K. LORENZ speziell an Schwimmenten (Anatini) fortgesetzt und erweitert. Er zeichnete den „Stammbusch“ der Entenvögel — also ihre verwandtschaftlichen Beziehungen — an Hand der Verteilung von Verhaltensmerkmalen und konnte dabei feststellen, daß in der Grundanordnung der Arten die Verteilung anatomischer und ethologischer Merkmale gut übereinstimmten, und sich ergänzten. Wenn aus den anatomischen Merkmalen nichts Eindeutiges zu schließen war, konnten auch Verhaltensmerkmale allein den Ausschlag geben.

Inzwischen ist schon an mehreren Entenstämmen eine „Inventaraufnahme“ von Verhaltensweisen durchgeführt worden (so an den Anatini LORENZ 1941, VON DE WALL 1961—1969, JOHNSGARD 1965, MCKINNEY 1965b; an den Mergini JOHNSGARD 1960 und MYRES 1959a, b; an den Aythyini MCKINNEY 1953 usw.). Viele Erstbeschreibungen und eine Zusammenfassung aller bisher bekannten Beobachtungsergebnisse an Anatiden gibt JOHNSGARD (1965). Um die Frage der ontogenetischen und phylo-

genetischen Entwicklung von Verhaltensmerkmalen zu klären, untersucht man am einfachsten erst einmal die Variationsbreite des Merkmals beim Einzeltier, innerhalb der Art und zwischen verwandten Arten. JOHNSGARD (1960) untersuchte die Verhaltensunterschiede zwischen den sehr nah verwandten Arten *Anas rubripes* und *A. platyrhynchos* und MCKINNEY (1961) die zwischen den beiden Unterarten der Eiderente *Somateria m. mollissima* und *S. m. nigra*. Beide Autoren stellten neben qualitativen stärkere quantitative Unterschiede in der Balz der untersuchten Tiere fest, und beide wiesen auf Motivationsverschiebungen einzelner Bewegungen hin.

Eine andere Methode, Information über die Grundlage komplexer Verhaltensstrukturen zu bekommen, ist die Kreuzung nahverwandter Arten. Dieser Weg wurde an Schwimmern zuerst von LORENZ und VON DE WALL beschritten; die vorliegende Arbeit führt ihre Untersuchungen weiter. Auch SHARPE und JOHNSGARD (1966) beschäftigten sich mit diesem Problem. Diese beiden Autoren kamen zu dem interessanten Schluß, daß bei der Aufspaltung von Merkmalen in der F₂-Generation von *Anas acuta* × *A. platyrhynchos*-Mischlingen eine gesicherte Korrelation zwischen artspezifischer Gefiederzeichnung und artspezifischem Balzverhalten besteht.

Die vorliegende Arbeit soll an Hand der Ontogenese von Balzbewegungen und ihrer Ausprägung bei Mischlingen Einblick in Entstehung und Weiterentwicklung komplexer Verhaltensstrukturen in der Stammesgeschichte geben.

Herrn Prof. Dr. KONRAD LORENZ danke ich für die Überlassung des Themas und ständige großzügige Unterstützung, Herrn Dr. W. WICKLER für kritische Diskussion der Ergebnisse und wertvolle Ratschläge. Dr. W. VON DE WALL half mir, mich in die Probleme des Verhaltens der Anatinen einzuarbeiten, wofür ich ihm herzlich danken möchte. Alle Entenabbildungen der vorliegenden Arbeit stammen von H. KACHER, dem mein besonderer Dank dafür gilt.

In der Arbeit verwendete Abkürzungen: Abf — Abauf; AdE — Anschauen der Ente; Afr — Aufreißen; Ansn — Ansnattern; Ant — Antrinken; Grf — Grunzpfeiff; Hkz — Hinterkopfzudrehen; kh — Kinnheben; Ks — Kopfschütteln; Kzh — Kurzhoch; Ns — Nickschwimmen; Sns — Schnabelschütteln.

Methoden

Die Enten wurden am Institutsee teils frei, teils in Wasservoliere beobachtet und, in bestimmten Fällen unter optischer Isolierung von anderen Tieren in standardisierten Versuchsbedingungen getestet. Das Auftreten von Balzbewegungen wurde bei jungen und erwachsenen Vertretern der reinen Arten und der Kreuzungen verglichen. Ich filmte den Ablauf der Bewegungen, um an Hand von Einzelbildern Form und Geschwindigkeit zu messen. Überdies überließ mir VON DE WALL dankenswerterweise sein reiches Filmmaterial zur Auswertung, und ich hatte Gelegenheit, mit der freundlichen Erlaubnis von MATTHEWS im Wild Fowl Trust, Slimbridge, England, das dortige Filmmaterial einzusehen. Ich nahm Protokolle der Balz auf Tonband auf, was später eine genaue zeitliche Analyse des Gesamtablaufs und damit die Klärung des Wahrscheinlichkeitsmusters der Aufeinanderfolge einzelner Balzbewegungen erlaubte. Außerdem wurden Tonbandaufzeichnungen der Kükenstimmen von Vertretern reiner Arten und den Mischlingen hergestellt.

Material

Folgende Arten und ihre Mischlinge wurden untersucht: (1) *Anas acuta*, (2) *A. georgica spinicauda*, (3) *A. bahamensis*, (4) *A. erythrorhynchos*, (5) *A. platyrhynchos*, (6) *A. crecca*, (7) *A. flavirostris*, (8) *A. capensis*, (9) *A. castanea*, (10) *A. penelope*, (11) *A. sibilatrix*, (12) *A. strepera*, (13) *A. falcata*, (14) *A. clypeata*, (15) *A. cyanoptera*.

Alle untersuchten Arten gehören zu den von DELACOUR u. MAYR (1945) zur Gattung *Anas* vereinigten Schwimmern (Tribus Anatini), der Unterfamilie Anatinae.

Die Gattung *Anas* hat im Rahmen einer solchen Untersuchung den großen Vorteil, daß ihre Mitglieder genetisch sehr ähnlich geblieben sind, und daher bei Artkreuzung zum großen Teil fruchtbare F₁-Generationen hervorbringen (s. Tab. 1). Es sind dennoch gute „biologische Arten“, die sich in der Natur trotz vielfach sympatrischer Lebensweise (s. Tab. 2) so gut wie nie kreuzen. Das Kennen der eigenen Art geht mindestens teilweise auf Lernvorgänge in der Jugend der Tiere zurück („Prägung“ s. SCHUTZ 1965; DE LANNOY 1967). Vielleicht spielen auch angeborene Erkennungsmechanismen eine Rolle, jedoch stehen schlüssige Beweise dafür noch aus.

Tab. 1: Bisher bekannte *Anas*-Mischlinge

	<i>bahamensis</i>	<i>capensis</i>	<i>castanea</i>	<i>clypeata</i>	<i>crecca</i>	<i>cyanoptera</i>	<i>erythrorhy</i>	<i>falcata</i>	<i>flavirostr</i>	<i>penelope</i>	<i>platyrhynch</i>	<i>sibilatrix</i>	<i>spinicauda</i>	<i>strepera</i>
	Zeichenklärung:  F ₁ -Generation möglich  F ₁ -Generation begrenzt fruchtbar  F ₁ -Generation fruchtbar, F ₂ nicht sehr vital  F ₁ -Generation fruchtbar, F ₂ vital unausgefüllte Felder und einfache Striche bedeuten, daß genauere Angaben über die Fruchtbarkeit der F ₁ nicht vorliegen.													
<i>acuta</i>														
<i>bahamensis</i>														
<i>capensis</i>														
<i>castanea</i>														
<i>clypeata</i>														
<i>crecca</i>														
<i>cyanoptera</i>														
<i>erythrorhyncha</i>														
<i>falcata</i>														
<i>flavirostris</i>														
<i>penelope</i>														
<i>platyrhynchos</i>														
<i>sibilatrix</i>														
<i>spinicauda</i>														

Tab. 2: Sympatrie der untersuchten Arten mit anderen *Anas*-Arten

Verbreitungsgebiet	Europa	Nordasien	Nordamerika	Südamerika	Afrika	Australien
Entengruppe						
Krick- und Kastanien-enten	<i>c. crecca</i> *	<i>crecca</i> * <i>formosa</i> *	<i>c. carolinensis</i> *	<i>flavirostris</i>	<i>capensis</i>	<i>castanea</i> ** <i>gibberifrons</i>
Spießenten- gruppe	<i>acuta</i> *	<i>acuta</i> *	<i>acuta</i> *	<i>g. spinicauda</i> <i>bahamensis</i>	<i>erythrorhyncha</i>	
Stockenten- gruppe	<i>platyrhynchos</i> *	<i>platyrhynchos</i> *	<i>platyrhynchos</i> * <i>rubripes</i>		<i>undulata</i> <i>sparsa</i> ?	<i>superciliosa</i>
Pfeifenten- gruppe	<i>penelope</i> * <i>strepera</i> *	<i>falcata</i> * <i>penelope</i> * <i>strepera</i> *	<i>americana</i> * <i>strepera</i> *	<i>sibilatrix</i> **		
Blaufügel- enten	<i>querquedula</i> * <i>clypeata</i> *	<i>querquedula</i> * <i>clypeata</i> *	<i>discors</i> * <i>clypeata</i> * (<i>cyanoptera</i>)	<i>cyanoptera</i> <i>platalea</i>	<i>smithii</i>	<i>rhynchotis</i>
Versicolor- artige			(<i>versicolor</i>)	<i>versicolor</i>	<i>punctata</i>	

* — Jahreszeitlicher Prachtkleid-Schlichtkleid-Wechsel; ** — Bleibt im „Prachtkleid“; kein Index — Bleibt im „Schlichtkleid“

Die untersuchten Bewegungen

Die von mir untersuchten Balzbewegungen „*Grunzpffiff*“ (Grf), „*Kurzhoch*“ (Kzh), „*Abauf*“ (Abf) und „*Aufreißen*“ (Afr) sind für vergleichende Beobachtungen aus folgenden Gründen besonders geeignet: Sie sind sehr auffällig, weitgehend formkonstant mit „fixierter Intensität“ (MORRIS 1957), d. h. sie ändern ihre Form innerhalb eines großen Frequenzbereichs nicht

oder kaum, und sie kommen ausschließlich im Tribus Anatini vor, dort aber nicht bei allen Arten. Wegen der ersten beiden Eigenschaften sind sie leicht zu beobachten und wiederzuerkennen, die dritte macht sie zu einem günstigen Merkmal für taxonomische Untersuchungen.

Die Form der Bewegungen variiert geringfügig, aber deutlich, von Art zu Art, so daß sie gut unterscheidbar und dennoch meist einwandfrei homologisierbar bleiben.

Modifikationen der 4 Verhaltensweisen durch Lernvorgänge sind bisher nicht bekannt geworden. Veränderungen der sozialen Aufzuchtbedingungen scheinen keinen Einfluß auszuüben.

Mit fremden Entenarten, Gänsen oder Säugetieren aufgezogene Jungtiere führen in der entsprechenden Balzsituation (Stimulation durch die „Ziehmutter“, das „Ziehgeschwister“ oder ein fremdes Individuum der angeprägten Art) die nur für ihre eigene Art typischen, von ihnen selbst nirgendwo gesehenen Bewegungen aus.

Ein Beispiel aus meinen Mischlingsbeobachtungen soll die Starrheit solcher Verhaltensmuster gegenüber Lernvorgängen illustrieren: 2 Mischlingserpel der 1. Generation *A. platyrhynchos* × *A. flavirostris* zeigten beide während intensiver Balz eine bestimmte Störung des Grunzpffiffs; sie äußerten nämlich noch während der Bewegung einen Erregungslaut, das sogenannte „Keuchen“, bei dem der Schnabel geöffnet, und die Zunge etwas vorgestreckt wird. Im Verlauf des Grunzpffiffs schlossen sie nun den Schnabel automatisch und klemmten so versehentlich die Zungenspitze zwischen den Schnabelkanten ein. Es gelang ihnen manchmal erst nach einer halben Minute krampfhaften Bemühens, den Schnabel zu öffnen, und die Zunge zurückzuziehen. Obwohl den Tieren dieser komische Unfall äußerst unangenehm zu sein schien, lernten sie innerhalb 2-jähriger Balzzeit nicht, das Mißgeschick zu vermeiden. Trotz stärkster adressierender Reize trat also keine Modifikation der für die Situation charakteristischen Verhaltensweisen auf. (Sie hätten ja z. B. den Schnabel beim Grf offenlassen oder das „Keuchen“ zu dem Zeitpunkt unterlassen können.)

Die Bewegungsweisen Grf, Kzh, Abf und bei einigen Arten auch Afr spielen in der 1. Phase der Schwimmentenbalz, dem von HEINROTH „Gesellschaftsspiel“ genannten Gruppenwerben, eine entscheidende Rolle. Sie werden nur von den ♂♂ ausgeführt, und meist auf ein bestimmtes ♀, seltener auch auf andere Balzpartner gerichtet. Zur Anregung der Bewegungen — ja z. T. sogar zu ihrer Auslösung — sind bei vielen Arten männliche Balzpartner unerlässlich. Die kleinste Balzgemeinschaft besteht daher häufig aus 2 Erpeln und einer Ente. Die ♀♀ können passiv bleiben oder schwimmen mit Nickbewegungen meist ungerichtet in der Gruppe umher. Wenn sie ein bestimmter Erpel besonders anspricht, fangen sie an zu „hetzen“. Dabei wechselt im einfachsten Fall eine Drohbewegung gegen andere Gruppenmitglieder mit einer sozialen Grußgeste auf den angebalzten Erpel ab. Das „Hetzen“ ist die einzige streng gerichtete Balzbewegung der Weibchen.

Sobald die Paarbindung zwischen zwei bestimmten Tieren fester zu werden beginnt, zeigen sie Verhaltensweisen der 2. Phase, die VON DE WALL „gerichtete Balz“ nannte. Der Ausdruck ist allerdings mißverständlich, da in beiden Phasen mindestens von seiten der ♂♂ fast nur auf bestimmte ♀♀ gerichtete Verhaltensweisen vorkommen (z. B. Grf, Kzh usw.). Das Wort „Paarverhalten“ ist neutraler und weist auf die Funktion — das Zusammenhalten des Paares — hin. Die Bewegungen dieser Phase sind nicht so hoch formalisiert wie die der sozialen Balz. Zur 2. Phase gehören außer einigen Scheinputz-Bewegungen das Vorschwimmen mit Hinterkopfbewegungen, Antrinken, Anschnattern und natürlich die Kopulation mit „Vorspiel“ und „Nachspiel“. Nur das ♂ zeigt bei den Schwimmenten ein formalisiertes Nachspiel, und zwar besteht es aus dem schon aus der ersten Phase bekannten Aufreißen (Afr). Scheinputzbewegungen und Vorschwimmen mit Hinterkopfbewegungen sind beim ♀ äußerst selten; es zeigt auch in der 2. Phase das „Hetzen“,

das man daher weder nur der Gesellschaftsbalz, noch nur dem Paarverhalten zuordnen kann.

Ein schon gut zusammenhaltendes Paar nimmt am Gesellschaftsspiel seltener teil und hält sich vor allem kurz vor der Brutzeit schon abseits. Allgemein sind aber die ihrer Funktion nach gut unterscheidbaren Bewegungsgruppen der 1. und 2. Balzphase (Werbung gegenüber Paarzusammenhalt) beim Einzeltier nicht eindeutig einem bestimmten Status zugeordnet, da geeignete Außenreize sowohl gut verpaarte Erpel zur sozialen Balz als auch unverpaarte Erpel zu Verhaltensweisen des Paarzusammenhalts bringen können. Doch ist die Wahrscheinlichkeit, kurz nach einer Werbungszeremonie beim gleichen Tier Bewegungen des Paarverhaltens zu sehen, ungleich kleiner als die für nochmalige Gesellschaftsspielbewegungen. J. DE LANNOY (1967) konnte überdies zeigen, daß auch die Antwort des Balzpartners phasenspezifisch ist — d. h. ein Grf löst vielleicht Kzh oder Streckschütteln (eine weitere Bewegung der 1. Phase) aus, aber selten oder nie Scheinputzen oder andere Bewegungen der 2. Phase. Jedoch gibt es Situationen, in denen die Phasenübergänge sehr schnell vor sich gehen: Wenn die Ente während des Gruppenwerbens ein bestimmtes Männchen stark „hetzt“ und ihm dabei dicht folgt, „muß“ der so angebalzte Erpel auf die 2. Phase umschalten, also ihr mit Hinterkopfbzudrehen vorschwimmen und Antrinken-Scheinputzen ausführen. Eine solche Situation während der allgemeinen Gesellschaftsbalz könnte man als „Verpaarungsvorgang im kleinen“ bezeichnen; er führt, wenn er oft genug zwischen den gleichen Individuen abläuft, immer zu einer wirklichen Verpaarung. Dieselbe Abfolge der Ereignisse (Gesellschafts-

Tab. 3: Balzbewegungen der Schwimmenten

Bewegung	Vorkommen	Formalisa - tionshöhe	typische Intensität	Verbreitung Stamm	♂	♀	Junge
Grf	Gsp	3	ja	e	+	-	-
Kzh	Gsp	3	ja	e	+	-	-
Abf	Gsp	3	ja	e	+	-	-
Afr	Gsp / Pv	3	ja	e	+	-	-
Ss	Gsp	1 - 2	(ja)	a - e	+	(-)	-
Ks	Gsp	0 - 1	?	a - e	+	-	-
Sns	Gsp / Pv	0 - 1 *	nein *	a - e	+	-	-
Antrinken	Gsp / Pv	0	nein	a - e	+	+	+
Ansn	Pv	1	nein	(b), c, e	+	-	-
Kinnheben	Gsp / Pv	1 - 2	nein	a - e	+	+	+
Ns	Gsp / Pv	0 - 3	(nein)	a, b, c, e	+	+	-
Hkz	Gsp / Pv	1	nein	a - e	+	-	-
Hetzen	Gsp / Pv	0 - 3	nein	a - e	-	+	-
SpF	Pv	2	(ja)	b - e	+	(+)	-
SpB	Pv	0	nein	c, e	+	-	-
SpS	Pv	0	nein	a - e	+	-	-
Tendieren	Pv	1 - 3	nein	c, d, e	+	-	-

Zeichenerklärung: Ansn — Anschnattern; Hkz — Hinterkopfbzudrehen; Ks — Kopfschütteln; Ns — Nickschwimmen; Sns — Schnabelschütteln; SpB — Scheinputzen am Bauch; SpF — Scheinputzen hinter dem Flügel; SpS — Scheinputzen an der Schulter. Vorkommen: Gsp — Gesellschaftsspiel; Pv — Paarverhalten. Formalisationshöhe: 0 — gleicht der autochthonen Bewegung; 1 — wenig verändert, 2 — mittel, 3 — stark verändert. Verbreitung unter den Entenstämmen: a — Mergini; b — Cairinini; c — Tadornini; d — Aythiini; e — Anatini. * — *Lophonetta* zeigt große Formalisationshöhe und nahezu fixierte Intensität

balzbewegungen der Erpel — ♀ hetzt einen bestimmten Erpel, der dann zu Bewegungen der 2. Phase übergeht) sieht man bei guten Paaren, die durch Außenreize zum Gesellschaftsspiel gebracht wurden.

Tab. 3 zeigt die Zusammenhänge zwischen Phasenzugehörigkeit und Formalisationshöhe der Bewegungsweisen, und außerdem ihre Verbreitung innerhalb der Entenstämme. Man sieht, daß die 4 untersuchten Bewegungen höchste Formalisation und größte Spezifität für den Schwimmentenstamm aufweisen. Ähnliche Tabellen könnten für den Tribus Aythiini und in geringerem Maße für den Tribus Mergini aufgestellt werden. Auch bei ihnen sind einige hochformalisierte, signalhafte Bewegungen spezifisch in Funktion (Werben der ♂♂) und Verbreitung (begrenzt auf den jeweiligen Stamm).

Die relativ starre Form der 4 untersuchten Bewegungsweisen erlaubt, die Intensität der mit ihnen verknüpften Stimmung als proportional der Bewegungshäufigkeit (pro Zeiteinheit) zu definieren. Im Verlauf dieser Arbeit wird die übliche Interpretation der „Triebanteile“ der Verhaltensweisen (also z. B. zu ihrer Auslösung nötige Aggressionshöhe und sexuelle Erregung) vermieden, da ein überzeugender Indikator dafür noch nicht gefunden scheint. Die Erpel zeigen durch das Einnehmen der „Gesellschaftsspielhaltung“ (= an den Rücken angelegter Kopf mit aufgeplustertem Kopfgefieder, ruhiges Schwimmen oder Verharren am Ort, Einordnen in eine Gruppe sich ebenso verhaltender Erpel und Orientierung der Breitseite parallel oder im rechten Winkel zum Balzobjekt) eine Grundstimmung an, die von der Stimmung der offenen Aggression und der des Paarverhaltens unterschieden werden kann. Diese Stimmung wird im folgenden ohne weitere Analyse als „Gesellschaftsspielstimmung“ bezeichnet. Zu ihr gehören — wie LORENZ, VON DE WALL, JOHNSGARD, MCKINNEY und andere ausführlich beschrieben haben — sowohl die oben erwähnten 4 Bewegungsweisen, wie auch die einleitenden Schüttelbewegungen „Schnabelschütteln“ (= Sns, seitliche Schnabelbewegung), „Kopfschütteln“ (= Ks, Vorwärtsschütteln des Kopfes, meist mit geringer Schnabelschüttelbewegung und Drehung des Kopfes um die gebildete Achse Hals-Kopf-Schnabel) und schließlich „Streckschütteln“ (= Ss, Schütteln wie bei Ks, nur unter Aufrichten und Schütteln des ganzen Körpers und mit seitlichem Schwanzschütteln beginnend und endend).

Die meisten Autoren schreiben der 1. Balzphase mit ihren präzisen, signalhaften Bewegungen, die die bunte Gefiederzeichnung besonders wirksam werden läßt, die Funktion der Arterkennung zu. Sie weisen dabei auf angeblich große Unterschiede gerade dieser Zeremonien (wie auch der dabei verstärkten Farbsignale) zwischen den einzelnen Arten hin, und betrachten diese Differenzen als Hybridisationsbarriere. Diese Hypothese soll später noch einer genauen Kritik unterzogen werden. Die Verhaltensweisen der 2. Phase haben diesen Autoren nach neben dem Paarzusammenhalt und der Synchronisation der Partner auch die Paarbildung — d. h. die Wahl der Partner zur Aufgabe (VON DE WALL 1963).

A. Vergleich der Balz der Schwimmenten-Arten

Beim Vergleich des Gesellschaftsspiels stößt man auf 6 Punkte, in denen es sich bei den einzelnen Arten unterscheidet:

1. die Bewegungsform,
2. die Geschwindigkeit des Bewegungsablaufes,
3. die Geschwindigkeit des Balzablaufs insgesamt, d. h. die Anzahl der Bewegungen pro Min. intensiver Balz,

4. die Sequenzbildung zwischen einzelnen Bewegungen,
5. die relative Häufigkeit der 4 Verhaltensweisen untereinander und
6. das Fehlen von verschiedenen Bewegungen im Gesellschaftsspiel einzelner Arten.

Es ist leicht zu erkennen, daß diese Punkte nicht unabhängig voneinander sind, und besonders die Beziehung zwischen 5. und 6. soll noch ausführlich behandelt werden.

Überdies verändern Unterschiede in den Punkten 1, 2 und 3 das Äußere des Gesellschaftsspiels für den menschlichen Beobachter weit weniger als solche der Punkte 4, 5 und 6.

Viele der artkennzeichnenden Differenzen werden in den schon erwähnten ausführlichen Untersuchungen erwähnt. Um aber eine vollständige Katalogisierung der Unterschiede zu erreichen, muß ich auch die bekannten Fakten wiederholen und gebe der Kürze halber nicht immer wieder an, bei welchen Autoren einzelne Tatsachen (wenn auch häufig ungenau) schon beschrieben sind. Über die schon bekannten Tatsachen kann man sich in der schon erwähnten sehr vollständigen Arbeit von JOHNSGARD (1965) informieren.

1. Die Form der Bewegungsweisen a) der Grunzpfiß (Grf)

α) *Allgemeine Form*: Der Grf ist allem Anschein nach aus 2 Teilbewegungen zusammengesetzt, dem Schnabelschütteln im Wasser und dem Streckschütteln (VON DE WALL 1963). Diese Bewegungsanteile sind so koordiniert, daß das Schnabelschütteln im Wasser während des Streckschüttelns andauert und damit die Aufwärts- und Vorwärtsbewegung der Kopfparte unterdrückt, die eigentlich Teil des Streckschüttelns ist. Dadurch kommt eine Bogenform des Erpels über dem Wasser zustande (s. Abb. 1, 5). Das Schnabelschütteln im Wasser ist nicht symmetrisch, sondern auf den Balzpartner gerichtet und läßt einen Wassertropfenbogen in dessen Richtung spritzen. Alle Arten äußern während des Aufbaumens einen Pfiß, dem meist ein leiser Grunzton beim Niedersinken folgt.

β) *Fixierte Intensität*: Sie ist bei allen untersuchten Arten gut ausgebildet.

An Jungtieren aller Arten und an erwachsenen *acuta*-Erpeln kann man jedoch „mißglückte“ Grfe beobachten, auf die ich erst beim Besprechen der Jugendbalz auf S. 510 näher eingehen möchte.

γ) *Artspezifische Formunterschiede*: Wie schon VON DE WALL (1963) feststellte, variiert der Grf weniger als alle anderen Balzbewegungen. *A. strepera* (VON DE WALL 1963) und *A. falcata* beginnen das Schnabelschütteln im Wasser früher gegenüber dem Beginn des Streckschüttelns und die Schnabelschüttelkomponente tritt so deutlicher hervor (zum „Grf“ der beiden *Lophonetta*-Unterarten s. S. 528). Jedoch dauert das Schnabelschütteln bei beiden erwähnten Arten auch länger, so daß die allgemeine Koordination der Teilbewegungen nicht verändert wird.

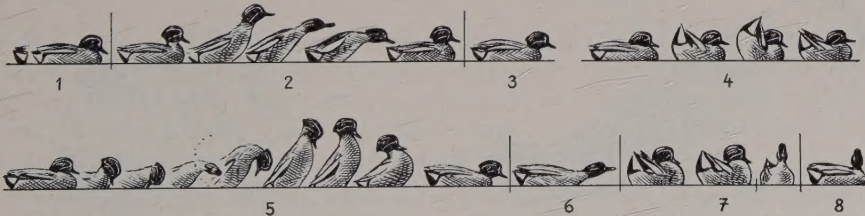


Abb. 1: Balzbewegungen von *A. crecca*: 1 — Ausgangsstellung; 2 — Streckschütteln; 3 — Balzruf; 4 — Abauf; 5 — Grunzpfiß; 6 — Kopschütteln; 7 — Kurzhoch; 8 — Hinterkopfszudrehen; 5–8 = Grf-Kzh-Koppelung

b) Das Kurzhoch (Kzh)

α) *Grundform*: Der Erpel schwimmt parallel zum Balzobjekt, reißt ruckartig den Kopf hoch, sieht den Partner an und stößt den Balzruf aus.

β) *Fixierte Intensität*: Wenn nur das Ausmaß der Bewegungsteile ins Auge gefaßt wird, zeigen alle untersuchten Arten außer *A. flavirostris* fixierte Intensität. Jedoch ist die Teilkomponente „Anschauen der Ente“ (AdE) bei einigen Arten in der Dauer variabel, d. h., das Tier kann mehr oder weniger lange in dieser Positur verharren. Die Anwendung des Begriffs „fixierte Intensität“ wird hier problematisch, da er eigentlich von MORRIS (1957) im Zusammenhang mit einfacheren Verhaltensweisen eingeführt wurde, die insgesamt nur in Frequenz oder Dauer schwanken können, wenn fixierte Intensität vorliegt. Die Einzelteile der Komplexbewegung Kzh haben zwar jeder für sich fixierte Intensität, d. h. sie variieren nur noch in Dauer, nicht mehr im Bewegungsausmaß; jedoch ergibt sich eine Formveränderung der Gesamtbewegung, wenn ein Teilstück „intensiver“ d. h. länger gezeigt wird. Die Kzh-Formen von *flavirostris* unterscheiden sich von der intensivsten Ausführung, die recht häufig ist, durch das Fehlen des Balzpfiffs (s. dazu auch S. 530).

γ) *Artspezifische Formunterschiede*: (1) Einschluß zusätzlicher Teilbewegungen, (2) Das Ausmaß des Hinwendens zur Ente und (3) Verschiebungen der Dauer und Synchronisation der Teilelemente wurden als Unterscheidungsmerkmale festgestellt.

Zu (1): Die oben genannte Grundform kommt nur bei *strepera*, *falcata* und *flavirostris* vor; *spinicauda* und *bahamensis* (das Auffinden ihrer Kzh-Koordination, die in der Normalbalz fehlt, wird auf S. 515 besprochen) heben dazu noch den Schwanz und die Flügel ein wenig an. *Capensis*, *castanea*, *crecca*, *acuta* und *platyrhynchos* reißen die Flügel deutlich hoch (s. Abb. 2d und Bild 1,7) und heben mit Ausnahme von *capensis* auch die Schwanzpartie stark an, letztere spreizt die Schwanzfedern seitlich.

Zu (2): Nur den Kopf wenden *strepera* und *platyrhynchos* ihrer Ente beim Kzh zu. *Flavirostris*, *crecca*, *castanea* und *capensis* wenden dagegen den ganzen

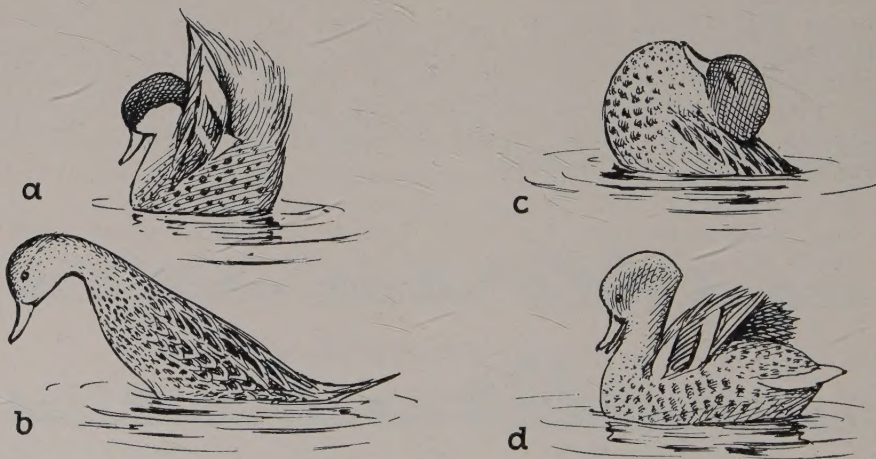


Abb. 2: a — Abauf von *bahamensis*; b — Grunzpfiff von *spinicauda*; c — Aufreißen von *flavirostris*; d — Kurzhoch von *capensis*

Körper um 90° zur Ente hin. Variablere Kopf- und Körperdrehung zeigen *falcata*, *acuta* und besonders *spinicauda*.

Zu (3): Als Beispiel für Verschiebungen in Dauer und Synchronisation der Teilelemente soll das Kzh von *platyrhynchos* und *castanea* dienen: *castanea* reißt Kopf, Flügel und Schwanz hoch, stößt dann den Balzruf aus und wendet sich darauf mit dem ganzen Körper um 90° dem Balzpartner zu. Die Film-analyse zeigt bis zur Wendung eine Dauer von 0,38 sec. Im Gegensatz dazu verlaufen die Teile Hochreißen, Balzruf und Kopfwenden-zur-Ente bei *platyrhynchos* so gut wie gleichzeitig und dauern nur 0,17 sec, was fast ausschließlich auf die Synchronisation zurückzuführen ist. In Tab. 4 kann man dann ablesen, daß dieser Synchronisationsunterschied den gesamten Dauerunterschied der beiden Bewegungen erklärt. Alle übrigen untersuchten Arten zeigen Zwischenformen zwischen diesen beiden Extremen.

c) Das Abauf (Abf)

α) *Grundform*: Während er die aggressive Grußgeste — das für jede Art spezifische „Kinnheben“ (s. Abb. 3) ausführt, senkt der Erpel die Brust tiefer ins Wasser und hebt den gesamten Hinterkörper von der Oberfläche ab. Vielleicht ist diese Verhaltensweise ein ritualisiertes Grüßen-Drohen (Kinnheben kombiniert mit dem frontalen Angriffsdrohen mit an den Hals gepreßtem und aufs Wasser gesenktem Schnabel, wie es alle untersuchten Arten zeigen).

β) *Fixierte Intensität*: Die Arten *bahamensis*, *crecca*, *strepera* und *castanea* zeigen sie gut ausgeprägt, während man beim *platyrhynchos*-Abf nur noch von typischer Intensität sprechen kann, da neben der stärksten und häufigsten Form auch schwächere Ausprägungen vorkommen. Das *spinicauda*-Abf, das im normalen Gesellschaftsspiel erwachsener Tiere nie beobachtet wurde, habe ich leider nur dreimal bei einem jugendlichen Individuum gesehen (s. „Jugendbalz“, S. 509), so daß ich keine Angaben über die Variabilität machen kann.

γ) *Formunterschiede*: (1) Die Bewegung ist in zwei sehr unterschiedlichen Formen ausgebildet. Die Stock- und Kastanienente und ihre nächsten Verwandten (z. B. *superciliosa*, *rubripes*, *poecilorhyncha* als Verwandte der Stockente und *gibberifrons* als Kastanienentenverwandte) senken den Kopf aus der anfänglichen Kinnhebestellung abwärts bis zur Wasseroberfläche, während der Hinterkörper sich aufwärts bewegt. Dann wird der Kopf wieder zum Kinnheben nach oben gerissen und der Körper nimmt seine Ruhelage wieder ein. *Castanea* hebt und senkt dabei den Hinterkörper fast synchron mit der Ab- und Aufwärtsbewegung des Kopfes, wodurch die Bewegung wie ein starkes Schaukeln wirkt. Dagegen beginnt die Stockente schon das zweite Kinnheben, wenn der Hinterkörper noch sehr weit oben ist (s. Abb. 3). Der Stockerpel spritzt außerdem beim Emporschnellen des Schnabels Wassertropfen hoch.

(2) Krick- und Bahamaente zeigen eine andere Form: Bei ihnen bleibt der Kopf von Anfang an in der Kinnhebestellung¹⁾, ohne durch ein Heruntersinken auf die Wasseroberfläche die starke Aufwärtsbewegung des Hinterkörpers zu unterstützen. Der Kopf bleibt nun in der Kinnhebe- oder Drohestellung, bis der Hinterkörper wieder aufs Wasser zurücksinkt.

¹⁾ Alle Spießentenverwandten, zu denen auch *bahamensis* gehört, lassen das ausgeprägte Kinnheben (Kh) vermissen; die ähnlichste Form zeigt noch *acuta*, da sie während des aggressiven Emporschnellens des Kopfes noch einen Augenblick den Schnabel waagerecht hält. *Spinicauda* schnellt nur noch (selten) den Kopf empor, und *bahamensis* kommt über die Ausgangsstellung mit auf das Halsgefieder gepreßten Schnabel bei sozialer Aggression nicht hinaus.

(3) Zusätzliche Teilbewegungen: Die beiden zuletzt genannten Arten *crecca* und *bahamensis* winkeln während der Aufwärtsbewegung des Hinterkörpers auch noch den Schwanz nach oben ab, so daß er über dem Kopf zu liegen kommt (s. Abb. 3).

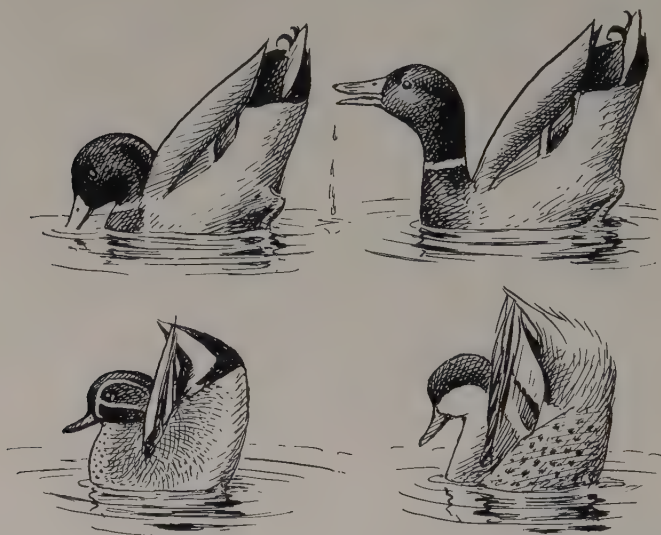


Abb. 3: oben: 2 Phasen des Stockenten-Abaufs; unten, links: Krickenten-Abf; unten, rechts: Bahamaenten-Abf

Die Bahamaente äußert, sobald der Körper wieder die Ruhelage einnimmt, den artspezifischen Balzlaut („gee-Laut“, s. LORENZ, 1941) mit dazu gehöriger Kopfbewegung. Häufig wendet sich der Erpel danach auch noch dem Weibchen zu. Diese Kombination der Abf-Bewegung mit Abwinkeln der Schwanzpartie, Balzruf und Hinwenden-zur-Ente macht sie dem Kzh so ähnlich, daß LORENZ (1941) sie als Kzh beschreibt und JOHNSGARD (1965) annimmt, daß im *bahamensis*-Abf ein Kzh enthalten sei. Auch sah JOHNSGARD an *bahamensis-castanea*-Mischlingen Abf-Kzh in Koppelung, was seine Deutung stützen könnte. VON DE WALL zeigte dagegen 1961 (unpublizierte Dissertation), daß alle Mischlinge mit *bahamensis* die geschilderte Bewegung mit der Abf-Bewegung der anderen Art mischen und dabei die Kzhform unangetastet lassen. Er hält die Koordination daher für eine Abf. Ich schließe mich seiner Meinung an, da ich an keinem der untersuchten *bahamensis*-Mischlinge (inklusive *bahamensis|castanea*) eine Abf-Kzh-Koppelung erkennen konnte. Sie zeigten allerdings oft nach dem Abf den Balzruf und das Hinwenden-zur-Ente, was aber weiter nicht verwundert. Meiner Meinung nach hat *bahamensis* ein um einige zusätzliche Verhaltensweisen erweitertes Abf vom Krickententyp. Allerdings werden an dieser Bewegung Homologisierungsschwierigkeiten deutlich, auf die auf S. 525 noch eingegangen werden muß.

Eine weitere zusätzliche Teilbewegung ist das Flügelanheben. Stark ausgebildet ist es bei *crecca* und *bahamensis* ebenso wie bei einigen Vertretern der Stockenten- und Kastanientengruppe (*castanea*, *gibberifrons*, *super-ciliosa*).

d) Das Aufreißen (Afr)

Die Bewegung kommt bei den meisten Arten nur als Kopulationsnachspiel vor. Die vier Arten, die das Afr auch noch im Gesellschaftsspiel ausführen, lassen (mit der möglichen Ausnahme von *capensis*) keine Unterschiede der Afr-Form in den beiden Situationen erkennen (*flavirostris*, *castanea*, *crecca*, *capensis*(?)). Bei der Beschreibung kennzeichne ich die Formen, die nur in der Jugendbalz (s. S. 509) oder als Nachspiel aufgefunden wurden mit (J) bzw. (K). Die vier erwähnten Arten mit Afr in der sozialen Balz sind hierin nicht gleich zu bewerten: nur *castanea* und *flavirostris* führen es relativ häufig aus, wenn sie im Wasser balzen. *Flavirostris* zeigt die Bewegung als einzige der 4 Verhaltensweisen in der Landbalz. *Crecca* macht die Bewegung nur am Land in Balzerregung und fast immer im Anschluß an Streckeschütteln (dasselbe berichtet auch MCKINNEY, 1965, von der Unterart *c. carolinensis*). *Capensis*-Erpel, die leider zu wenig beobachtet wurden, sah ich die Verhaltensweise auch nur am Land ausführen. Bei den beiden letzten Arten ist das Afr sehr selten und an Sondersituationen gebunden (Landbalz).

α) *Grundform*: Der Erpel kippt mit dem ganzen Vorderkörper nach hinten, äußert dabei einen Pfiff oder einen Grunzton und führt anschließend eine starke seitliche Schwanzbewegung aus.

β) *Fixierte Intensität*: Ich beobachtete keine Formunterschiede an den Arten, die die Bewegung während der normalen Balz ausführen. Auch als Kopulationsnachspiel hat sie mindestens typische Intensität (*platyrhynchos*) wahrscheinlich aber immer fixierte, da die nicht ganz vollkommenen Afr-Bewegungen, die ich an *platyrhynchos*-Erpeln sah, leichter als „mißglückt“ wegen labiler Ausgangsstellung anzusehen waren (die Bewegung wird genau in dem Augenblick ausgeführt, wenn die Erpel nach der Kopulation das Kopfgefieder des ♀ loslassen und von ihrem Rücken ins Wasser gleiten).

γ) *Artspezifische Formunterschiede*: In der Jugendbalz führt die Schnatterente (*strepera*) das Afr so schwach aus, daß ich nicht sicher bin, ob es sich hier wirklich um ein Homologon der bei anderen Arten gefundenen Bewegungsweise handelt.

Die Jungtiere äußern ein etwas gequetscht klingendes „Aufstoßen“ (= der Balzruf der Art), rucken dabei mit dem Vorderkörper etwas hoch und zurück und schütteln den Schwanz. Vom ebenso unauffälligen Kzh junger *strepera*-♂♂ ist die Bewegung kaum zu unterscheiden, nur klingt der Ruf anders, das Hinwenden zur Ente fehlt und Schwanzschütteln wird gezeigt. Allerdings ist Schwanzschütteln bei der ganzen Pfeifentengruppe nach dem Balzruf häufig (*strepera*, *falcata*, *penelope* und *sibilatrix*) und kommt auch nach dem echten *strepera*-Kzh seltener vor. Es ist also nicht auszuschließen, daß es sich bei dem beobachteten „Afr“ nur um einen etwas gesteigerten Balzruf handelt.

Im übrigen ist es möglich, daß die „Endform“ der Bewegung nie zur Beobachtung gelangte, denn wie auf S. 509 beschrieben wird, sind die ersten Ausführungen der Balzbewegungen bei Jungtieren häufig unvollkommen. Die Afr-Bewegung geht dann verloren (wie z. B. auch bei *spinicauda*, *bahamensis* u. a.) und taucht bei *strepera* auch nicht mehr als Kopulationsnachspiel auf.

Die Krickente zeigt eine sehr schwache Ausprägung; der Körper kippt nur um etwa 5° nach hinten.

Platyrhynchos (K), *castanea* und *capensis* zeigen eine symmetrische Bewegung nach hinten, wobei der Hals nicht gestreckt wird.

Mehrmals wurde beim Kopulationsnachspiel von *capensis* zusätzlich Flügelheben beobachtet. Aus dieser Tatsache schließt JOHNSGARD auf eine kombinierte Afr-Kzh-Bewegung dieser Art. Dagegen spricht das Fehlen des Balzrufs und des Hinwendens zur Ente — beides integrierende Kzh-Bestandteile. Es ist also wahrscheinlicher, daß diese Art ein durch Flügelanheben modifizierbares Afr besitzt. Damit wäre die fixierte Intensität für das Nachspiel nicht verwirklicht. Leider fehlen uns hinreichende Beobachtungsdaten gerade dieser sehr interessanten Art. Die Frage kann noch nicht geklärt werden.

Spinicauda (J, K), *bahamensis* (J, K) und *acuta* (J, K) bewegen ihren Vorderkörper auch symmetrisch zur Rückenmitte nach hinten, strecken aber dabei den Hals nach hinten-oben im Gegensatz zum eingezogenen Hals der vorigen.

Flavirostris hat das Afr am höchsten ritualisiert. Wie schon LORENZ (1941) genau beschreibt, fährt der Kopf des Erpels „wie auf einer Schiene“ den Rücken entlang nach hinten; er kippt dabei seitlich in Richtung auf die angebalzte Ente. Die Bewegung ist also asymmetrisch und so stark, daß der Schwanzteil des Tieres ins Wasser eintaucht und auch das Schwanzschütteln noch z. T. unter der Oberfläche vor sich geht (s. Abb. 2c).

e) Zusammenfassung der aufgefundenen Formunterschiede

(1) Die Grundform variiert in „Aufwendigkeit“:

a) Grf: kaum.

b) Kzh: Das Kopfhochreißen wird in der Reihe *spinicauda*, *acuta*, *strepera*, *falcata*, *capensis*, *crecca*, *flavirostris*, *platyrhynchos*, *castanea* zunehmend stärker. Das Ausmaß des Hinwendens-zur-Ente verstärkt sich in der Reihe *strepera*, *falcata*, *platyrhynchos*, *spinicauda*, *acuta*, *capensis*, *flavirostris*, *crecca*, *castanea*.

c) Abf: abgesehen von Unterschieden in den arttypischen Kinnhebeformen variiert das Ausmaß des Anhebens des Hinterkörpers. Die Reihe zunehmender Aufwendigkeit ist *strepera*, *spinicauda*, *castanea*, *platyrhynchos*, *crecca*, *bahamensis*.

d) Afr: Hier ist die Rückwärtsbewegung des Kopfes und die nach hinten-oben gerichtete Vorderkörper- und Halsbewegung verschieden stark ausgebildet. Die Reihe zunehmender Ausprägung ist hier: (*strepera*), *crecca*, *spinicauda*, *acuta*, *bahamensis*, *castanea*, *platyrhynchos*, *flavirostris*.

(2) Die Formintensität ist variabel, typisch oder fixiert:

a) Grf: alle untersuchten Arten haben fixierte Intensität.

b) Kzh: Wenn man hier trotz der auf S. 488 beschriebenen Dauerunterschiede von Teilelementen von fixierter Intensität sprechen kann, fehlt sie nur einer Art, nämlich *flavirostris*. Bei dieser Art fehlt in den weniger intensiven Kzh-Bewegungen der Balzpfiff, so daß man nur noch von „Haltung-annehmen“ mit „Anschauen der Ente“ (VON DE WALL, 1962) sprechen kann (s. dazu auch S. 530).

c) Abf: *platyrhynchos* zeigt typische Intensität, die übrigen scheinen alle fixierte Intensität zu haben, soweit man dies dem z. T. geringen Filmmaterial entnehmen kann.

d) Afr: Mit der möglichen Ausnahme von *capensis* wird es von allen Arten mit fixierter Intensität ausgeführt.

(3) Die Synchronisation der Einzelteile der Bewegung ist verschieden:

a) Grf: Bis auf das früher einsetzende und etwas länger dauernde Schnabelschütteln im Wasser von *strepera* und *falcata* zeigen alle Arten dieselbe Synchronisation.

b) Kzh: In einer Reihe, die von *platyrhynchos* bis *castanea* geht, kommt es zu einem Auseinanderziehen der anfangs völlig synchron ablaufenden Teilelemente in der Zeit. Im letzten Fall besteht die Bewegung aus einer absolut starren Sequenz aller Teilelemente. Die Dauer-Variation des Teilelements „Anschauen der Ente in Haltung“ ist verschieden groß: bei *strepera* ist die Dauer dieses Teils immer gleich lang; bei *platyrhynchos* variiert sie geringfügig, bei *castanea* schwankt sie schon stärker und *flavirostris* zeigt eine Variationsbreite von über 100%.

(4) Zusätzliche Teilbewegungen zur Grundform:

Flügel- und Schwanzhochreißen kommen beim Kzh, Abf und vielleicht Afr (*capensis*) vor. Schwanzspreizen tritt im *capensis*-Kzh auf. Den Balzruf fügt *bahamensis* ihrer Abf-Bewegung als Element ein.

(5) Fehlen von Teilelementen:

Bahamensis zeigt nur noch die Drohhaltung mit auf die Brust gesenktem Schnabel, kein Kinnheben mehr. Das Kinnheben fehlt dann auch in der Abf-Koordination.

2. Unterschiede der Bewegungsdauer

Die Bewegungsdauer hängt ab von a) der Ausführungsgeschwindigkeit, b) der Form — besonders der Aufwendigkeit —, und c) dem Grad der zeitlichen Verschmelzung der Teilelemente der Bewegung.

Zu a): Im allgemeinen bewegen sich kleinere Vertreter einer Verwandtschaftsgruppe schneller als größere (RENSCH 1949). Davon sind natürlich die Lokomotions-, Freß- und Putzbewegungen in ihrer Dauer und Frequenz ebenso betroffen wie die Balzbewegungen (vergl. hierzu auch MEYERRIECKS 1960). Die beiden kleinsten untersuchten Schwimmentenarten führen die Verhaltensweisen dementsprechend auch am schnellsten aus (s. Tab. 4). Die übrigen Arten sind durch diese Gesetzmäßigkeit aber nicht zu charakterisieren. Zwar könnte man die lange Dauer der Bewegungen des relativ kleinen *castanea*-Erpels noch durch die große Formalisationshöhe erklären (s. Punkt b), aber die beiden Spießenten *acuta* und *spinicauda* z. B., die den Grf in einer der Stockente vergleichbaren Form ausführen, brauchen länger als diese, obwohl sie beträchtlich kleiner sind (s. Tab. 4).

Tab. 4: Bewegungsdauer

Art bzw. Unterart	Länge in cm (Schnabel - Schwanz)	Dauer der Bewegung in Sekunden			
		Grf	Kzh	Abf	Afr
<i>c. crecca</i> +	36	0,79	0,44 A	0,58	?
<i>flavirostris</i> +	40	0,73	0,42 s	-	1,0 A
<i>capensis</i>	46	-	0,63 A	-	?
<i>castanea</i>	48	1,0	0,8 A	1,0 A	1,0 A
<i>bahamensis</i> *	50	-	-	0,84 A	1,0
<i>spinicauda</i> *	50	1,1	0,47 s	?	?
<i>strepera</i> **	51	1,0	0,7 s	0,7 s	-
<i>falcata</i> **	51	1,2	0,6 s	-	-
<i>a. acuta</i> *	54	1,1	0,58	-	?
<i>laysanensis</i> ***	54	?	0,52 s	?	?
<i>platyrhynchos</i> ***	58	0,98	0,6 A	0,68 A	?
<i>superciliosa</i> ***	58	1,0	0,59 A	0,7 A	?

Zeichenerklärung: A — Bewegung ist aufwendig; s — die Bewegung hat geringe Formalisationshöhe; ? — nicht gemessen; + — Krickentengruppe; * — Spießentengruppe; ** — Pfeifentengruppe; *** — Stockentengruppe

Tab. 4 gibt die Durchschnittsdauer der Bewegungen einzelner Arten an, die von Filmen abgelesen werden konnten. Da z. T. nur wenige Bewegungen auf Filmen zur Verfügung standen, kann über die Variationsbreite und den wirklichen Mittelwert nichts ausgesagt werden. Jedoch waren die an den einzelnen Arten gemessenen Schwankungen klein genug, daß die erhaltenen Artunterschiede, sofern sie 0,1 sec überschreiten, als real gelten können.

Zu b): Je mehr Teilelemente in einer Bewegung hintereinandergeschaltet sind und je stärker diese formal ausgeprägt sind („Aufwendigkeit“), desto länger dauert naturgemäß die Verhaltensweise: Das Kzh von *spinicauda*, die Kopf, Flügel und Schwanz dabei nur wenig anhebt, ist kürzer, als die entsprechende viel aufwendigere Bewegung der europäischen Spießente (*acuta*).

Zu c): Die Teilelemente, die integrierende Bestandteile der Bewegung sind, können gleichzeitig oder mit zeitlicher Verschiebung gezeigt werden. Auf S. 489 wurde schon ein Beispiel dafür angeführt (*castanea*- gegenüber *platyrhynchos*-Kzh), wobei die entstehenden Unterschiede von 0,2 sec den Gesamtunterschied der Bewegungsdauer ausmachen.

3. Die Geschwindigkeit des Balzablaufs

Die Anzahl der Bewegungen pro Minute intensiver Balz ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Ebenso wie die Ausführungsgeschwindigkeit der Einzelbewegungen sollte die Geschwindigkeit des ganzen Balzablaufs mit der Körpergröße negativ korreliert sein. Jedoch spielen auch hier andere Faktoren eine z. T. übergeordnete Rolle: „Neuerworbene“ Verhaltensweisen könnten die Absolutzahlen der gemessenen Balzbewegungen senken; die Bildung starrer Sequenzen mit kurzen Zeitabständen (s. u. S. 495) führt zur Freisetzung großer Zeiträume für eine neuerliche Ausführung von Bewegungen. Ob Verhaltensweisen, die weniger aufwendig sind, schneller hintereinander gezeigt werden können, als hochformalisierte, müßte eigens untersucht werden. Dies könnte erklären, warum Schnatter- und Sichelenten, die sonst längst nicht so schnell sind wie Krick- und Kastaniententen, doch zu ähnlichen Bewegungsanzahlen bei höchster Balzintensität kommen (s. Tab. 5). Je mehr Balzbewegungen im Gesellschaftsspiel der Art fehlen, desto geringer ist auch die Anzahl der Bewegungen pro Minute. Dies könnte Ausdruck eines Kausalzusammenhangs zwischen beidem sein. Möglich wäre jedoch auch, daß beides voneinander unabhängig dem Selektionsdruck auf „Unauffälligerwerden“ gehorcht (s. dazu S. 535).

Die Stimmung im Gesellschaftsspiel der Schwimmenten schwankt im Verhältnis zur Auslösbarkeit der einzelnen Bewegungsweisen zu sehr, um feste Abstände zwischen ihnen zu bewirken. Die Verringerung der Variationsbreite dieser Abstände konnte nur durch besondere Versuchsbedingungen erreicht werden (s. S. 512). Bei geeignetem Verhältnis zwischen der Dauer einer gewissen (quantitativ und qualitativ festgelegten) Stimmung und der ihr zugeordneten Verhaltensweise müßte es sonst, wenn die Bewegungen wie hier typische Intensität besitzen, zu „typischer Frequenz“ kommen. Innerhalb der Anatidae sind solche Verhältnisse bisher aber nur bei der aberranten Entenart *Biziura lobata* nachgewiesen worden (JOHNSGARD 1966). Jedoch zeigen die Rufe fast aller Enten und das hochritualisierte Schnabelschütteln von *Lophonetta* vor ihrem „Grf“ und „Kzh“ typische Intensität und typische Frequenz. Bis auf die weiter unten zu besprechenden artspezifischen starren Sequenzen gibt es aber zwischen den 4 Balzbewegungen keine „typischen Abstände“. Trotz dieser Variabilität lassen sich jedoch artcharakteristische Bewegungshäufigkeiten während intensiver Balz feststellen. Die folgende Tabelle zeigt dies für eine Reihe von Arten:

Die Spießentengruppe führt also am wenigsten Bewegungen in der Minute aus. Bei ihnen überwiegt der Balzruf, den aber auch andere Arten mindestens ebenso häufig ausführen (z. B. *strepera*), ohne dadurch die Anzahl der Komplexbewegungen merklich zu verringern. Obwohl *capensis* eine ebenso geringe Durchschnittszahl wie die Spießenten aufweist, ähnelt ihre Balz durch Eingliederung des sehr auffälligen „Drohschießens“²⁾, wobei der

²⁾ Das als Nickschwimmen gedeutete Balzverhalten der Kapkrickente (VON DE WALL 1962; JOHNSGARD 1965) ist vom aggressiven Parallelschießen abgeleitet (KALTENHÄUSER, in Vorbereitung).

Tab. 5

Art	Zahl pro Minute (1)	Balz - bewegungen (1-4) (2)	Rufe pro min		andere häufige Verhaltensweisen
			"gee" - Laut	Balzruf	
<i>spinicauda</i> ***	1 - 2	1	60	10 - 20	-
<i>bahamensis</i> ***	1 - 2	1	60	-	-
<i>acuta</i> ***	1 - 3 S	2	60	10 - 20	-
<i>capensis</i>	1 - 2	1	60	20	"Drohschießen"
<i>platyrhynchos</i> *	2 - 3	3	60	?	-
<i>superciliosa</i> *	2 - 3	3	60	?	Nickschwimmen
<i>strepera</i> **	5 - 7 S f	3	?	20 - 30	-
<i>falcata</i> **	5 - 10 f	2	?	20 - 30	-
<i>castanea</i>	5 - 8 S	4	?	20 - 30	-
<i>crecca</i> +	5 - 8 S	3 (4)	?	40 - 60	-
<i>flavirostris</i> +	6 - 10 S f	3	?	40 - 60	AdE, Nickschwimmen

Zeichenerklärung: AdE — Anschauen der Ente; das heißt, alle schwächeren Formen des Kzh von *flavirostris* wurden nicht zu den Bewegungsanzahlen pro Minute intensiver Balz gezählt, sondern extra vermerkt. f — wenig aufwendige Bewegung; S — starrre Bewegungssequenz; + — Krickentengruppe; * — Stockentengruppe; ** — Pfeifentengruppe; *** — Spießentengruppe. (1) — Balzbewegungsanzahl pro Minute intensiver Balz. (2) — Zahl der verschiedenen Bewegungen (Grf, Kzh, Abf, Afr = 4) in der Balz der einzelnen Arten

Erpel in rasendem Tempo um die Balzgesellschaft herumschwimmt, in der Geschwindigkeit eher der der Krick- und Kastanienten.

Auch nach den Absolutzahlen der Balzbewegungen sind die Spießenten also trotz geringer Körpergröße die langsamsten und trägsten. Die übrigen Arten entsprechen etwa dem Gesetz steigender Geschwindigkeiten bei sinkender Körpergröße, wenn auch die Anzahl verschiedener Bewegungen das Auftauchen von Koppelungen und die Aufwendigkeit eine z. T. größere Rolle spielen können.

4. Starre Bewegungsfolgen

a) Artunterschiede

Man weiß schon lange, daß einzelne Bewegungen in bestimmtem Abstand nach Ausführung einer anderen mit erhöhter Wahrscheinlichkeit auftreten können. LORENZ (1941) nannte solche Sequenzen mit relativ konstantem Zeitintervall „Koppelungen“. Bisher wurden diese Zweierfolgen in ihrer artspezifischen Charakteristik jedoch noch nicht genau beschrieben.

Die bei den Koppelungsgruppen auftretenden Unterschiede betreffen folgende Punkte: (1) Verschiedene Bewegungsweisen können zu starren Sequenzen verbunden sein. (2) Die Variabilität des Zeitintervalls kann größer oder kleiner sein. (3) Die Zweitbewegung der Folge kann noch unabhängig auftreten oder nicht. (4) Zwischen die gekoppelten Bewegungen können eine oder mehrere weniger formalisierte Verhaltensweisen des Gesellschaftsspiels eingeschaltet werden („Zwischenbewegungen“) und auch nach der letzten Hauptbewegung können (5) weniger komplexe „Zusatzbewegungen“ folgen.

Die Tabelle zeigt, daß von 5 Arten mit einer Koppelungsgruppe 4 die Folge Grf-Kzh zeigen. Nur *strepera* weicht mit der Sequenz Kzh-Abf ab. Bei Arten, die die Zweitbewegung nicht unabhängig ausführen (a, b, e), scheint auch das Zeitintervall zwischen ihnen weniger variabel, als bei Arten, deren Zweitbewegungen auch außerhalb der Folge auftreten kann (c, d).

Tab. 6

Art	Bewegungsfolge	Abstand in sec zwischen Anfang der 1. und Anfang der 2. Hauptbewegung	2. Hauptbewegung tritt noch unabhängig auf
a) <i>castanea</i>	Grf - Kzh - Ns	0,8 - 1,2	nein
b) <i>crecca</i>	Grf - Ks - Kzh	1,2 - 1,8	nein
c) <i>flavirostris</i>	Grf - (Ks-) Kzh - Ns	1,0 - 1,8	ja
d) <i>acuta</i>	Grf - (Sns- u. / o. Ks-) Kzh	1,2 - 4,2	ja
e) <i>strepera</i>	Kzh - Abf - AdE	0,5 - 1,1	nein

Zeichenerklärung: AdE — Anschauen der Ente; Ks — Kopfschütteln; Ns — Nickschwimmen; Sns — Schnabelschütteln

Die Beziehungen zwischen Zwischenbewegungen und 1. und 2. Hauptbewegung sind bei den einzelnen Arten verschieden: *Castanea* zeigt nach einem isolierten Grf häufiger Kopfschütteln (Ks), in der Sequenz dagegen nie. *Crecca* führt nach jedem Grf obligat Ks aus, ob er von einem Kzh gefolgt ist oder nicht. *Flavirostris* läßt nach einem isolierten Grf oft Ks sehen, innerhalb der Sequenz dagegen äußerst selten. *Acuta* schüttelt den Kopf und/oder den Schnabel nach einem isolierten Grf ebenso häufig wie zwischen Grf und Kzh. Ein Ks oder Schnabelschütteln folgt manchmal auf das Kzh von *strepera*, in der Sequenz wurde es nie beobachtet. Die Zusatzbewegung Ns folgt bei *flavirostris* auch nach dem isolierten Kzh³⁾.

Die einzelnen Individuen einer Art schwanken in der Intervalllänge der Sequenz weit weniger als die Art insgesamt. Diese Tatsache ist allerdings für die Spießente (*acuta*) noch nicht gesichert, da ich nur einen Erpel lange genug beobachten konnte, um ungefähr seine Variationsbreite des Zeitintervalls zu bestimmen (s. Abb. 4). Die Koppelungsintervalle einzelner Erpel wurden auch durch mehrere Jahre verfolgt (Krickerpel doppelhellblau und schwarz u. a.), ohne daß Unterschiede festgestellt werden konnten (s. zur Intervall-Länge Abb. 4, 5, 6, 7, 9). Das Intervall wird innerhalb einer

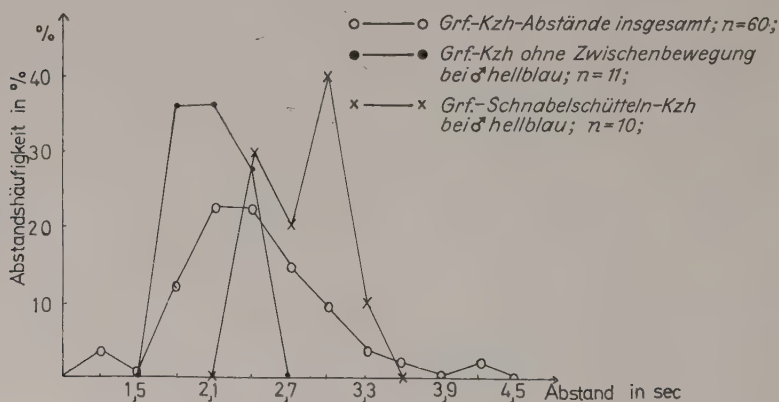


Abb. 4: Zeitlicher Abstand zwischen Grf und Kzh bei *acuta*-♂

³⁾ Stockerpel, die keine Koppelung zwischen Grf und Kzh haben, führen ebenso wie *flavirostris* Ns als Zusatzbewegung zum Kzh aus.

Art größer, wenn Zwischenbewegungen eingeschoben werden (s. Abb. 4, 6, 9; S. 498). Doch gilt diese Beziehung augenscheinlich nicht zwischen den Arten: *Crecca* zeigt trotz eingeschobener Ks-Bewegung etwa die gleiche Intervall-Länge wie *flavirostris*, die meist keine Zwischenbewegung ausführt, obwohl die Ausführungsgeschwindigkeit des Grf bei beiden ungefähr gleich ist, wie in Tab. 4 S. 493 gezeigt wurde.

Castanea und *strepera* „verbrauchen“ den ganzen Zeitraum zwischen Anfang der Erst- und Zweitbewegung zur Ausführung des Grf⁴⁾. *Castanea* läßt sich sogar nicht einmal Zeit, nach dem Grf wieder die volle Normalstellung einzunehmen, sondern reißt gleich nach dem Heruntersinken des Vorderkörpers am Ende des Grf schon wieder Kopf, Flügel und Schwanz zum Kzh empor.

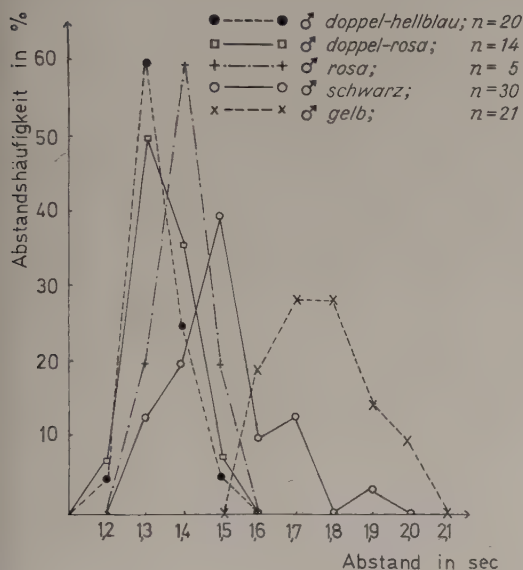


Abb. 5: Der Abstand zwischen Grf und Kzh in der Grf-Kopfschütteln-Kzh-Folge von 5 *crecca*-♂♂

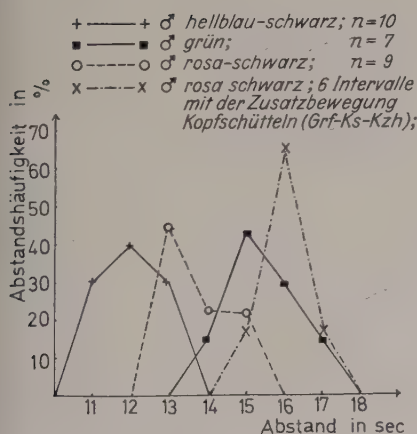
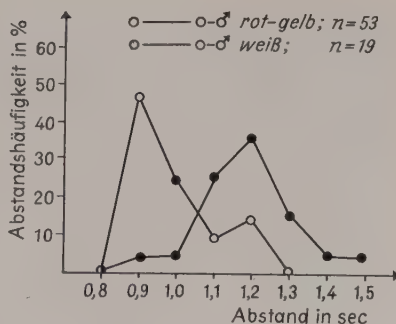
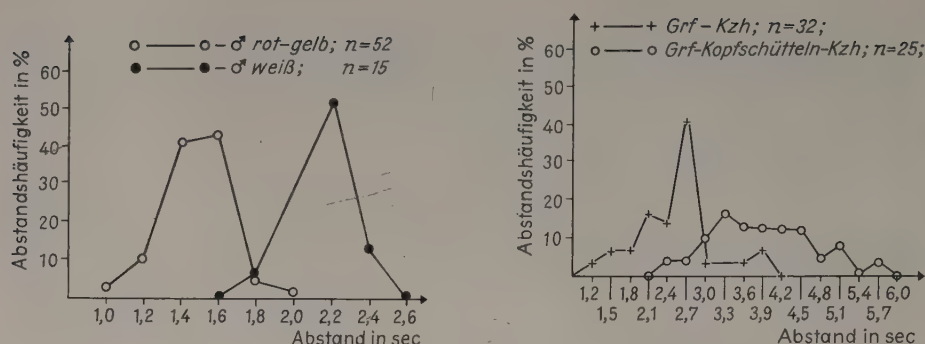


Abb. 6: Zeitintervall zwischen Grf und Kzh bei 3 *flavirostris*-♂♂

Abb. 7: Zeitintervall zwischen Grf und Kzh bei zwei *castanea*-♂♂



⁴⁾ Dies ist wahrscheinlich auch der Grund für das Fehlen einer Zwischenbewegung, d. h. der Verhaltensweise, die sonst der isolierten Erstbewegung häufig folgt.

Abb. 8: Abstand zwischen Kzh-Nickschwimmen bei zwei *castanea*-♂♂Abb. 9: Abstand Grf-Kzh bei zwei abnorm balzenden *platyrhynchos*-♂♂

Im Gegensatz dazu nehmen die 3 anderen Arten (b, c, d) zwischen beiden Bewegungen für kürzere oder längere Zeit die Normalstellung ein. Dabei erscheint die Zwischenbewegung in festem Abstand zur Erstbewegung.

Der Abstand der Zusatzbewegung zur Zweitbewegung hängt im Fall von *flavirostris* und *castanea*, die Ns nach Kzh ausführen, davon ab, wie lange das Kzh dauert (s. o. S. 492), ohne daß dazwischen die Grundstellung wieder eingenommen wird. Das Ns schließt also unmittelbar an Kzh an. Auch im Abstand zwischen Zweit- und Zusatzbewegung (der im Fall von *castanea* völlig von der Kzh-dauer abhängt) unterscheiden sich die Tiere einer Art manchmal beträchtlich. Dies wird an den beiden *castanea*-♂♂ illustriert, deren Häufigkeitsverteilung der Kzh-Ns-Intervalle sich kaum mehr überlappen (s. Abb. 8).

In der Literatur findet man immer noch die irrige Ansicht, daß *castanea* zwischen Kzh und Ns Afr ausführe (zuletzt bei JOHNSGARD 1965). VON DE WALL bewies jedoch schon 1961 an Hand von Filmanalysen (unpublizierte Dissertation), daß diese Annahme von einem Beobachtungsfehler herrührt: Das Nicken ist innerhalb der Anatini in zwei verschiedenen Richtungen formalisiert worden. Eine dieser Formen enthält eine Phase, die einer Phase des Afr gleicht (s. dazu auch KALTENHÄUSER in Vorb.).

Stock-, Schnatter- und Sichelenten zeigen als einzige Grf und Kzh in der Balz ohne eine Koppelung zwischen ihnen auszubilden.

b) Starre Sequenzen, die nur durch bestimmte Außenreize ausgelöst werden und ihre Unterscheidung von „Koppelungen“

Homosexuell geprägte Stockerpel (s. SCHUTZ 1965b) zeigen häufiger als normale Tiere Grf-Kzh-Folgen mit sehr kurzen Zeitintervallen (1,0–3,0 sec). Genaue Analyse ergibt, daß dies auf die ungewöhnlichen Außenreize während des Gesellschaftsspiels solcher Tiere zurückzuführen ist: Sie halten nämlich einen bestimmten anderen Erpel für ihr „Weibchen“ und bilden mit ihm ein Paar. Da nun in einem Gesellschaftsspiel alle daran beteiligten Stockerpel ihre Balzbewegungen synchronisieren, balzen die beiden verpaarten Erpel fast gleichzeitig und einer von ihnen erhält dadurch kurz nach dem Anfang seiner Balzbewegung (es handelt sich häufig um Zeitdifferenzen von Bruchteilen von Sekunden) einen zusätzlichen starken Reiz von seiten seines „Weibchens“, d. h. des synchron balzenden anderen Erpels. Ein solcher Bewegungsreiz führt, wie auf S. 512 noch genauer erörtert wird, zur Auslösung des Kzh. Der Verlauf der Balz gut eingespielter Paare ist dann folgender: Der erste Erpel beginnt mit dem Grf, der zweite folgt einige Zehntel Sekunden danach mit Grf oder Kzh, worauf der erste Erpel

mit Kzh „antwortet“. Falls die Bewegung des zweiten Erpels ein Grf war, kann er ebenfalls noch Kzh als Reaktion auf das Kzh des ersten ausführen⁵⁾).

Im Gegensatz zu diesen abnorm geprägten Individuen, zeigen normale Erpel keine zu sichernde Häufung von Grf-Kzh-Sequenzen mit kurzem Zeitintervall.

Es gibt drei Möglichkeiten das Fehlen der Grf-Kzh-Koppelung bei den Stockenten zu erklären: (1) in der Balz der koppelungspositiven Arten tauchen Reize auf, die den Stockenten fehlen; (2) in der Stockentenbalz kommen Reize vor, die eine Koppelung unterdrücken; (3) das Fehlen geht nicht nur auf Außenreize zurück, sondern drückt den Mangel einer zentralnervösen „Bereitschaft“ aus, die Sequenz zu zeigen.

Die erste und zweite Möglichkeit konnte mit Hilfe von über 50 auf fremde Arten geprägten Erpeln (s. SCHUTZ 1965a) widerlegt werden. Koppelungspositive Arten benötigten keinen Zusatzreiz von ihrem Balzobjekt, um die Sequenz ablaufen zu lassen. Gerade bei diesen Arten schwimmen die ♀♀ ruhig oder mit kleinen Nickbewegungen in der Gruppe, und auch die Synchronisation der männlichen Balzpartner untereinander ist längst nicht so stark wie die der Stockenten. Viel häufiger sieht man hier einen Erpel allein auf ein ♀ balzen, ohne daß er die übrigen Erpel zu eigenen Bewegungen stimuliert. Voraussetzung für die Zweitbewegung ist nur, daß der Erpel noch parallel zum Balzobjekt steht und daß er es sehen kann, d. h. das Kzh unterbleibt bei diesen Arten meist, wenn die Ente schnell weitergeschwommen ist oder ein anderer Erpel plötzlich die Sicht auf das ♀ verdeckt. Auf diese Arten geprägte Stockerpel zeigen die Koppelung trotz günstigster Bedingungen nie. Punkt (3) ist also wahrscheinlich. Die Möglichkeit (2) ist jedoch phylogenetisch gesehen keineswegs ausgeschlossen. Die Balz weiblicher Stockenten ist extrem ungeeignet für die Sequenz Grf-Kzh, falls es dazu immer nötig sein sollte, parallel zum Balzobjekt zu bleiben. *Platyrrhynchos*-♀♀ legen mit ihrem übersteigerten Nickschwimmen schnell größere Strecken zurück, so daß auch koppelungspositive Arten, die auf Stockenten geprägt sind, Schwierigkeiten haben, ihre Sequenz ablaufen zu lassen, da sie meist nach dem Grf schon nicht mehr parallel stehen. Möglicherweise hängt also das Fehlen der Koppelung bei den Stockenten, deren nächste Verwandten alle koppelungspositiv sind, mit der aus dem Rahmen fallenden Balz der Stockenten-♀♀ zusammen.

c) Untypische Koppelungen bei Einzeltieren

In der beobachteten etwa 100-köpfigen Stockentenpopulation wurden 2 Erpel aufgefunden, die eine Grf-Kzh-Koppelung (genauer Grf-(Ks)-Kzh-Ns⁶⁾), 1,0 bis 4,8 sec zwischen Anfang Grf und Anfang Kzh) zeigten. Diese Tiere waren wahrscheinlich Geschwister, denn sie hatten dasselbe Schlupfdatum im Brutschrank; sie wurden getrennt voneinander in Prägungsexperimenten aufgezogen. Außer der genannten Koppelungsgruppe hatten sie noch eine Kzh-Anom lie gemeinsam, die in der untersuchten Population recht selten war: Sie kippten nach dem Kzh manchmal ein wenig nach hinten, wobei sie einen leisen Grunzton äußern konnten. Diese Kippbewegung erinnerte bis auf das fehlende Schwanzschütteln an Afr. Das Ns wurde direkt daran angeschlossen.

⁵⁾ Die Synchronisation normaler Erpel geht über Kopf- und Streckeschüttelbewegungen vor sich. Daraus resultieren Grfe bei allen Tieren, die schon „loslegen“, bevor sie die Balzfigur eines anderen sehen. Die späteren lassen sich durch die starken Bewegungsreize der anderen meist zu Kzh oder Abf „animieren“. Jedoch wirken andere Erpel auf Normaltiere nicht so stimulierend, daß sie zwei Bewegungen in kurzer Zeit ausführen „müssen“, wie die homosexuell geprägten Tiere.

Kzh kam bei diesen Tieren auch noch unabhängig vor. Als Zwischenbewegung trat in ungefähr der Hälfte der Fälle Ks⁶⁾ auf, was das Intervall verlängerte (s. Abb. 9).

Diese beiden Stockerpel waren nicht die einzigen Tiere, die in ihrer Balz von den übrigen abwichen; ich beobachtete bis zu 10% „abnorm“ balzende Vertreter einer Art unter den wenigen untersuchten Tieren (s. Tab. 7).

Tab.: 7

Art	Beobachtete Abnormität (Zeitintervall von Anfang der Erst- bis Anfang der Zweitbewegung in sec)	Anzahl	Zahl der insgesamt beobachteten Erpel dieser Art
a) <i>castanea</i>	Grf - Abf (0,9 - 2,5) *	1	10
b) <i>platyrhynchos</i>	Kzh ohne Nickschwimmen	1	100
c) "	Abf - Kzh - Ns (1,0 - 1,9)	1	100
d) "	Abf - Ns	1	100
e) "	Grf - Kzh - Ns (1,0 - 4,8)	2	100
f) <i>strepera</i>	Kzh - Abf - Grf *	1	32
g) <i>acuta</i>	Grf - Grf (1,5 - 4,0)	3	25

* — Das Abf des *castanea*-♂ und der Grf des *strepera*-♂ traten auf, ehe die davor liegende Bewegung zu Ende war

Über die Vererbung solcher untypischen Balzformen ist bisher nichts bekannt. Jedoch wurden unter domestizierten Stockenten manchmal ganze „Populationen“ mit einer bestimmten Koppelungsneubildung beobachtet (LORENZ 1939). Solche Erscheinungen gehen also teilweise mit genetischen Veränderungen einher. Auch die beiden vermutlichen Stockerpelgeschwister mit Grf-Kzh-Koppelung sprechen dafür.

Das Zahlenmaterial für die *acuta*-♂♂ war leider zu gering, um mit Sicherheit sagen zu können, daß die Grf-Grf-Sequenz wirklich nur bei diesen drei Tieren und nicht vielleicht sehr selten auch bei anderen Erpeln auftrat. Die 3 Erpel führten den zweiten Grf in dem Moment aus, wenn man Kzh erwartete und ließen die normale Folge Grf-Kzh auch sehen. Nach dem zweiten Grf konnte ebenfalls ein Kzh folgen.

Bei Fall c) wurde das Kzh-Ns, bei Fall f) der Grf nicht mehr unabhängig beobachtet. Die abnormen Erpel zeigten ihre artuntypische Balz mit großer Regelmäßigkeit, so daß starke Abweichungen von den sonst für die Arten charakteristischen Bewegungshäufigkeiten vorkamen; so zeigen *strepera*-♂♂ normalerweise Grf und Kzh in einem Verhältnis von ungefähr 4 : 1, der in der Tabelle aufgeführte Erpel dagegen von 1 : 6, da er den Grf nur im Anschluß an Abf ausführte (Abf zeigen erwachsene Erpel dieser Art wiederum nur nach Kzh).

d) Mögliche phylogenetische Grundlagen für die Grf-Kzh-Koppelung

Es bleibt auffällig, daß die Koppelungsgruppe Grf-Kzh(-Ns) bei so vielen Arten vorkommt. Es gibt mindestens drei Erklärungsmöglichkeiten dafür, die sich gegenseitig allerdings nicht ausschließen: (1) Ein Selektionsdruck von außen (z. B. von seiten des Weibchens) fördert gerade diese Sequenz. (2) Die Koppelungsgruppen sind bei den verschiedenen Arten homolog, d. h. vom selben Vorfahren übernommen. (3) Die Auslösbarkeit

⁶⁾ Ns = Nickschwimmen; Ks = Kopfschütteln.

der Balzbewegungen Grf und Kzh ist bei den Arten so beschaffen, daß die Herausbildung gerade dieser Sequenz stark erleichtert wird.

Diese dritte Möglichkeit wurde an Hand von drei Arten untersucht, die die beiden Bewegungen zwar in der Balz ausführen, sie aber nicht zu starren Folgen verknüpfen: *falcata*, *strepera* und *spinicauda*. Die beiden ersten Arten gehören zur Pfeifentengruppe, die den Krick-, Spieß- und Stockenten etwas ferner steht. Die letzte Art führt das Kzh nur in der Jugendbalz aus (s. S. 509) und gehört direkt zu einer koppelungspositiven Gruppe (Spießenten). Ich hatte dabei die Hoffnung, daß gewisse Voraussetzungen für die erwähnte Koppelung auch bei koppelungsnegativen Arten gefunden werden könnten, da die Übereinstimmungen in den Balzformen der Schwimmenten

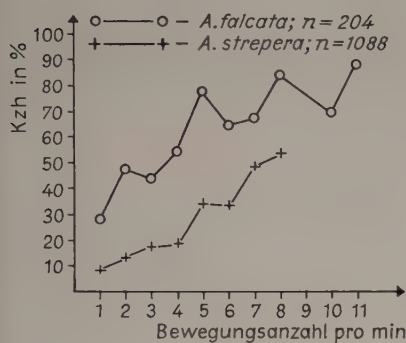
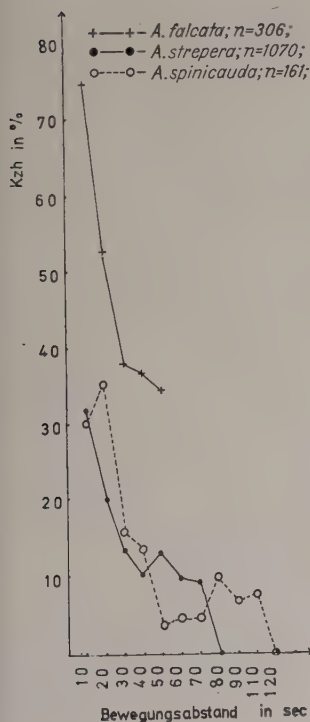
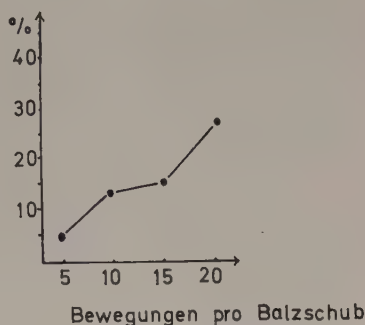


Abb. 10: Kzh-Häufigkeit als Prozentsatz der Bewegungshäufigkeit (Grf + Kzh = 100%) in Abhängigkeit von der Anzahl der Balzbewegungen pro min

Abb. 11: Die Abhängigkeit der Kzh-Häufigkeit in Prozent aller Balzbewegungen von der Balzschubgröße bei jungen *spinicauda*-♂♂; n = 479. (Ein Balzschub enthält alle aufeinander folgenden Bewegungen, deren Abstand 120 sec nicht überschreitet.)



größer sind als die Unterschiede. Falls also Grf und Kzh Eigenschaften aufwiesen, die eine analoge Sequenzentstehung bei mehreren Arten möglich machte, so sollten auch die drei untersuchten Arten nicht ganz frei davon sein.

Die erste Voraussetzung für eine nähere zeitliche Beziehung zwischen Grf und Kzh sind natürlich schon durch ihr gemeinsames Auftreten in Balzsituationen gegeben. Eine genauere Analyse ergab folgendes (s. Abb. 10, 11, 12).

Abb. 12: Abhängigkeit zwischen der Häufigkeit des Kzh als Folgebewegung einer Sequenz und dem Zeitintervall zwischen Anfangs- und Folgebewegung (Grf-Kzh + Kzh-Kzh als Prozentsatz von Grf-Grf + Grf-Kzh + Kzh-Grf + Kzh-Kzh)

a) Mit steigender Balzintensität (gemessen in Anzahl der Bewegungen pro Minute) zeigen alle drei Arten ein Anwachsen des prozentualen Anteils des Kzh an der Gesamtbalz; die Korrelation ist für *falcata* mit $p < 0,002$, für *strepera* mit $p < 0,001$ gesichert; die geringe Anzahl von Bewegungen, die junge *spinicauda*-♂♂ während intensivster Balz ausführen (höchstens 3 pro min) ließen keine statistische Analyse mehr zu, ich verwandte daher statt der Intensität (= Bewegungszahl pro min) eine Kombination von Stimmungsdauer und Balzintensität (= Bewegungsanzahl pro Balzschub), wobei eine Balzfolge als abgeschlossen definiert wurde, wenn mehr als 120 sec zwischen der letzten und der nächsten Verhaltensweise verstrichen waren. Diese Korrelation (s. Abb. 11) ließ sich mit $p < 0,002$ sichern, ist aber natürlich nur bedingt mit der der beiden anderen Arten vergleichbar. Bei *falcata* ist dieser Zusammenhang besonders interessant. Diese Art führt nämlich den Grf insgesamt in der Balz seltener aus als das Kzh. Auf die Folgerungen hieraus komme ich auf S. 503 zurück.

b) Eine annähernde 1 : 1-Verteilung von Grf und Kzh wird von *strepera* und *spinicauda* während höchster Balzintensität (bzw. für *spinicauda* bei größter Bewegungsanzahl/Balzschub) erreicht. *Falcata* weist andere Zahlenverhältnisse auf. Sie erreicht ein ungefähres 1 : 1-Verhältnis bei 3—4 Bewegungen pro Minute. Eine 1 : 1-Verteilung macht Grf-Kzh- und Kzh-Grf-Folgen besonders wahrscheinlich.

Die Folgen mit Kzh als Zweitbewegung (Grf-Kzh und Kzh-Kzh) sind bei den drei Arten also während höchster Balzintensität am wahrscheinlichsten, das bedeutet, daß das Zeitintervall zwischen Erst- und Zweitbewegung besonders kurz ist (s. Abb. 12). Die Korrelation von Länge des Zeitintervalls zwischen den Bewegungen und Häufigkeit von Folgen mit Kzh als Zweitbewegung sind für *falcata* mit $p < 0,05$, für *strepera* mit $p < 0,01$ und *spinicauda* mit $p < 0,001$ gesichert.

Kzh-Grf ist anscheinend nicht seltener als Grf-Kzh. Beide Folgen erscheinen entsprechend einer Zufallsverteilung für gegebene Balzintensität, d. h. für ein bestimmtes Zahlenverhältnis von Grf: Kzh.

Die hier aufgefundene Abhängigkeit der Bewegungshäufigkeit von der Intensität wird in der Literatur meist als „Schwellenunterschied“ der Auslösbarkeit bezeichnet.

Es wäre nun gut möglich, daß die Ausbildung von starren Koppelungen zwischen Grf und Kzh etwas mit der Größe dieses Schwellenunterschieds zu tun hat. Wenn man z. B. annimmt, daß dieser Unterschied sich verkleinert und der Grf dennoch immer als erste Bewegung ausgelöst wird, wenn die Schwelle für Kzh auch schon überschritten ist, so kommt man ohne weitere Zusätze zu starren Koppelungen mit irgendeinem bestimmten Zeitintervall zwischen den Bewegungen. (Daß es mir mit den von mir verwandten Methoden — also unter Ausklammerung der schwer zu klassifizierenden Außenreize — durch reine Bewertung von Bewegungsabständen nicht gelang, die Grf-Kzh-Sequenz der koppelungspositiven Arten (*castanea*; *crecca*) eindeutig einer höheren Balzintensität zuzuordnen als den isolierten Grf, unterstützt die Deutung, daß der Schwellenunterschied der beiden Bewegungen Grf und Kzh sehr klein sein könnte.) Die Fälle, in denen die Zweitbewegung auch noch unabhängig ausgeführt wird und der Abstand zwischen Grf und Kzh etwas variabler ausfällt, wie z. B. *acuta*, könnte man mit der Annahme erklären, daß der Schwellenunterschied hier etwas größer ist als bei den Erstgenannten, und daß die Ausführung eines Grf, wenn auch die Schwelle für das Kzh überschritten ist, zwar wahrscheinlich, nicht jedoch obligatorisch ist.

Diese Spekulationen sollen nur zeigen, daß der Unterschied zwischen koppelungsnegativen und -positiven Arten nicht so groß sein muß, wie es auf den ersten Blick scheint.

c) Eine Folgerung aus der Analyse der *falcata*-Balz scheint mir erwähnenswert: Wenn die Interpretation richtig ist, liegt hier ein Fall vor, bei dem die Bewegung mit der höheren Schwelle insgesamt häufiger ist, als die mit niedrigerer. Allgemein liest man immer wieder in ethologischen Untersuchun-

gen (z. B. LORENZ und VON DE WALL 1960), daß die häufigste Bewegung eines „Bewegungssatzes“ die mit der niedrigsten Schwelle sei. Die einfachste Deutung meiner Ergebnisse ist dagegen, daß der Grf, wie man aus seinem Überwiegen bei geringer Balzintensität erkennt, auch bei *fulcata* die Bewegung mit der niedrigeren Schwelle ist. Der Schwellenunterschied ist jedoch gering und Kzh kann schneller hintereinander ausgeführt werden (die mögliche „Frequenz“ ist höher) als der Grf. Bei steigender Balzintensität bleibt der Grf auf der Höhe von etwa 3 Grf/min, während das Kzh bis zu 7–10 pro min ansteigen kann. Es wäre möglich, daß das mit der unterschiedlichen „Aufwendigkeit“ beider Bewegungen bei *fulcata* zusammenhängt: Der Grf hat bei allen untersuchten Arten ungefähr denselben Schwierigkeitsgrad, das Kzh der Sichelente ist dagegen wenig aufwendig und dauert auch nicht so lange (s. Tab. 4).

Tab. 8: Analyse der *fulcata*-Balz

	Bewegungen pro Minute									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
% der Grf - serien	50	34,3	14,3	0	1,4	0	0	0	0	0
% der Kzh - serien	37,6	21,9	14,5	8,7	8,7	4,3	2,9	0	0	1,4

Erklärung s. Text

Tab. 8 zeigt, wieviel Prozent der beobachteten Balzserien mit Grf ($n = 70$) und Kzh ($n = 69$) auf die verschiedenen Anzahlen der entsprechenden Bewegung pro Minute entfallen.

Wenn also in der Rubrik 1 Bewegung pro Minute beim Grf 50% steht, so bedeutet es, daß die Hälfte aller Balzserien, die Grf enthielten, nur einen einzigen Grf enthielten, unabhängig davon, ob außerdem noch Kzh in derselben Balzminute vorkam oder nicht.

Dies bedeutet gleichzeitig, daß von allen beobachteten Grf weniger als 5% aus Serien mit mehr als 3 Grf pro Minute stammten, während mehr als 50% der Kzh aus Serien mit mehr als 3 Kzh stammten.

Ein weiterer Hinweis auf eine innere Begrenzung der Grf-Häufigkeit besteht in der Tatsache, daß der Grf-Grf-Abstand kaum wächst, wenn dazwischen Kzh-Bewegungen ausgeführt werden:

In der folgenden Tab. 9 werden die Grf-Grf-Abstände ohne dazwischenliegendes Kzh denen mit 1 bis 7 Kzh zwischen ihnen gegenübergestellt, wobei allerdings zu berücksichtigen war, daß für die Ausführung eines Kzh und ein erneutes Parallelstellen zum Weibchen Zeit verloren geht. Ich zog daher für jedes Kzh 3 sec vom Abstand Grf-(nKzh)Grf ab; so fiel z. B. der Abstand Grf-1-Kzh-Grf statt wie gemessen auf 39 sec in meiner Tabelle auf den Wert 36 sec. Ich verwertete nur Abstände unter 60 sec.

Tab. 9: Analyse der *fulcata*-Balz

Abstand in sec	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	
Grf - Grf in %	13,9	37,2	27,9	9,3	9,3	2,4	$n = 43$
Grf - (nKzh-) Grf in %	14,3	25,7	25,7	31,4	2,9	0	$n = 35$

Erklärung s. Text

Sichelerpel scheinen also, wenn sie intensiver balzen, von einem bestimmten Punkt an nur noch die Kzh-Häufigkeit zu erhöhen.

Sämtliche Ergebnisse, die in der Untersuchung der Beziehungen zwischen Grf und Kzh der koppelungsnegativen Arten gewonnen wurden, sprechen dafür, daß die Möglichkeit (3) (s. S. 500) vorliegt. Das gehäufte Auftreten der Grf-Kzh-Koppelung bei den Schwimmenten könnte aus den dafür besonders

günstigen Auslösebedingungen der beiden Bewegungen folgen. Demnach ist nicht erwiesen, daß diese Koppelung bei den koppelungspositiven Arten homolog ist.

e) Funktion der Sequenzbildung

Es ist leicht zu sehen, daß die starren Bewegungssequenzen der Schwimmenten (vielleicht mit Ausnahme des Kzh-Abf von *strepera*) nicht als Hybridisationsbarrieren entstanden sein können, da sie letzten Endes die schwachen Form- und Dauerunterschiede durch Integration der Verhaltensweisen in ein Signal höherer Komplexität wieder aufheben. Unter Umständen setzen sie, wie auf S. 495 angedeutet wurde, die „Balzgeschwindigkeit“ herauf.

Sie dienen allem Anschein nach der Erhöhung der Reizwirkung der ♂♂ auf die ♀♀. Unter diesem Gesichtspunkt kann das Verharren mehrerer Arten auf demselben Koppelungstyp verständlich werden: Die Kzh-Bewegung enthält die stärkste Bezugnahme auf das Balzobjekt (beidäugiges Fixieren unter Äußern des Balzrufs). Die „Vorschaltung“ einer Verhaltensweise, die mindestens durch ihre akustische Komponente („Grunzpiff“) die Aufmerksamkeit der angebalzten Ente auf das Männchen richtet, sorgt dafür, daß das Kzh in seiner ganzen Wirkung „ankommt“.

In der Grf-Kzh-Koppelung von *castanea* und *flavirostris* ist außerdem noch ein Element zu beobachten, an dem die Wirkung der Sequenz auf die Ente für den Erpel ablesbar wird:

Die Tiere stehen nämlich meist beim Grf parallel zur Ente in ihrer Schwimmrichtung. Das Kzh hat nun eine 90°-Wendung zu ihr zur Folge und das weit ausholende Kopfnicken geht unter einer gleichsinnig zur Kzh-Wendung erfolgenden nochmaligen 90°-Drehung vor sich, so daß der balzende Erpel nun in die umgekehrte Richtung schwimmt. Das ♀ kann also nun entweder „unbeteiligt“ weiterschwimmen oder sich der neuen Richtung des Erpels anschließen.

5. „Fehlstellen“ von Balzbewegungen

Die folgende Tabelle zeigt das Vorkommen der 4 Balzbewegungen bei erwachsenen Vertretern der einzelnen Arten

Tab. 10

Art	Grf	Kzh	Abf	Afr	Anzahl der 4 Balzbewegungen in der Balz
<i>acuta</i> *	X	X	-	-	2
<i>bahamensis</i> *	-	-	X	-	1
<i>capensis</i>	-	X	-	(x)	1 (2)
<i>castanea</i>	X	X	X	X	4
<i>clypeata</i> §	-	-	-	-	0
<i>crecca</i> **	X	X	X	(x)	3 (4)
<i>cyanoptera</i> §	-	-	-	-	0
<i>erythrorhyncha</i> *	-	-	-	-	0
<i>falcata</i> ***	X	X	-	-	2
<i>flavirostris</i> **	X	X	-	X	3
<i>penelope</i> ***	-	-	-	-	0
<i>platyrhynchos</i> +	X	X	X	-	3
<i>sibilatrix</i> ***	-	-	-	-	0
<i>spinicauda</i> *	X	-	-	-	1
<i>strepera</i> ***	X	X	X	-	3
zusammen: 15	8	8	5	2 (4)	23 (25)

Zeichenerklärung: X — Bewegung in der Balz vorhanden; (x) — Bewegung in der Balz sehr selten, meist an Sondersituation gebunden; „-“ — Bewegung kommt im Gesellschaftsspiel der Art nicht vor. * — Spießentengruppe; ** — Krickentengruppe; *** — Pfeifentengruppe; + — Stockentengruppe; § — Blauflügelentengruppe

Grf und Kzh fehlen am seltensten und Afr am häufigsten. Zwei Arten, die Afr noch in der Balz ausführen, zeigen es hauptsächlich am Land (*crecca* und *capensis*).

Durch das Fehlen von Bewegungsweisen wird natürlich der äußere Eindruck des Gesellschaftsspiels viel stärker geändert als durch Unterschiede der Geschwindigkeit, Form und Sequenz; einzelnen Arten fehlen homologe Koordinationen in der Balz völlig, ihr Gesellschaftsspiel ist nicht mehr ohne weiteres vergleichbar. So sind z. B. *bahamensis* und *spinicauda*, die beide zu den Spießentenartigen gehören, in ihren Ausdrucksbewegungen nicht mehr ähnlich. Die Fehlstellen scheinen nach allem, was man über die Verwandtschaft der Schwimmenten untereinander weiß, nicht auf eine langsame Entwicklung von einer zu mehreren Bewegungen oder umgekehrt zu deuten. Sie zeigen innerhalb näherer Verwandtschaftsgruppen keine Ordnung im Sinne eines „trends“ oder gar einer Reihe, sondern tauchen anscheinend unregelmäßig auf. Einzelne Arten führen keine einzige der 4 Bewegungsweisen in der Balz aus (*clypeata*, *cyanoptera*, *erythrorhyncha*, *penelope*, *sibilatrix*).

B. Untersuchung der Fehlstellen

An Hand von Untersuchungen an 1. Jungtieren und 2. Mischlingen soll die Grundlage für die unregelmäßige Verbreitung der 4 Verhaltensweisen im Stamm Anatini gefunden werden.

1. Ontogenese der Balzbewegungen

Methode und Material

Vertreter der Arten *acuta*, *flavirostris*, *platyrhynchos*, *spinicauda* und *strepera* wurden vom ersten Tag nach dem Schlüpfen an beobachtet und ihre Reaktionen auf bekannte und fremde Sozialpartner geprüft. Als Balzbewegung wertete ich alle Handlungen, denen deutliche Balzerregung, Parallelstellen und Einnehmen der Gesellschaftsspielhaltung (s. S. 486) vorausging.

Die Entenküken wurden familienweise z. T. von mir handaufgezogen (Teilprägung auf den Menschen), z. T. ließ ich sie von einer artgleichen Ente aufziehen.

Die Nachlaufreaktion der handaufzuziehenden Tiere wurde auf den Menschen geprägt. Sie wurden 1mal am Tag für 30–60 min spazieren geführt, wobei sie Gelegenheit zu ausgiebigem Schwimmen und Baden hatten, und in der übrigen Zeit in 130×65×70 cm³ großen Holzkisten mit freiem Zugang zu Futter und Wasser gehalten. Unter einer 150-Watt-Rotlichtlampe konnten sie sich jederzeit aufwärmen. Wenn sie ausreichend befiedert waren (je nach Art mit 4–5 Wochen) setzte ich sie in ein offenes Gehege von 2×2 m² um, wo sie sich jedoch auch noch unter einer Rotlichtlampe wärmen konnten. Auch während dieser Zeit wurde jede Familie einzeln spazierengeführt, 5–7 Wochen alt wurden sie in eine Wasservoliere gebracht und von dem Zeitpunkt an nicht mehr ausgeführt.

Die von einer Entenmutter geführten Jungtiere lebten meist vom ersten Tag an in einer Wasservoliere und wurden täglich 30–60 min beobachtet.

Sobald bei den Jungtieren die erste Balzaktivität sichtbar wurde, wurde die Beobachtungszeit auf täglich 3–4 Stunden ausgedehnt, was dadurch ermöglicht wurde, daß die Tiere in der Wasservoliere nicht mehr familienweise getrennt waren, so daß alle Jungenscharen zusammen beobachtet werden konnten. Dies erlaubte auch eine Untersuchung der sozialen Interaktionen zwischen den einzelnen Familien.

Beobachtet wurden 10 Stockentenfamilien (*platyrhynchos*) mit insgesamt 35 ♂♂ und 39 ♀♀ — 3 davon durch Stockentenmütter geführt —, 3 Spießentenfamilien (*acuta*) — 6 ♂♂ und 7 ♀♀ —, wobei eine Familie von einer artgleichen Ente geführt wurde, 5 Schnatterentenfamilien (*strepera*) mit 13 ♂♂ und 14 ♀♀, wobei eine Familie mit arteilgener Mutter frei am See aufwuchs, 2 chilenische Krickentenfamilien (*flavirostris*) mit 4 ♂♂ und 2 ♀♀, die beide handaufgezogen wurden und zwei chilenische Spießentenfamilien (*spinicauda*) mit 6 ♂♂ und 5 ♀♀, die aus aufzuchtstechnischen Gründen ebenfalls handaufgezogen wurden.

Im übrigen unterschieden sich die natürlich aufgezogenen Jungtiere wenig von den handaufgezogenen.

Da über die Ontogenese der Schwimmtenbalz noch keine Angaben in der Literatur vorliegen, mußten zuerst, so gut es ging, einige grundsätzliche Fragen geklärt werden, ehe ich den Versuch machen konnte, Aussagen über die Entwicklung der einzelnen Verhaltensweisen und ihre möglichen phylogenetischen Implikationen zu machen. Diese Grundfragen waren:

- (1) Wann fangen Jungtiere der verschiedenen Arten an zu balzen?
- (2) Welche sozialen Reize sind für den Balz- und Verpaarungsbeginn nötig? Bestehen z. B. Inzestschranken, so daß fremde Individuen der angeprägten Art des Sozialkumpans zur Auslösung der Balz unerlässlich sind?
- (3) Gibt es ein zeitliches Auseinanderklaffen zwischen dem ersten Auftreten der Gesellschaftsspielbewegungen und der Bewegungen des Paarverhaltens?

a) Die zeitliche Einordnung der ersten Balzbewegungen

Aus Tab. 3 war schon zu ersehen, daß bestimmte Bewegungen des Paarverhaltens auch schon bei Küken vorkommen, also als „sozial“ anzusprechen sind, andere dagegen nur bei erwachsenen Tieren. Hierbei muß man berücksichtigen, daß die Bezeichnung „erwachsen“ nicht mit „fortpflanzungsfähig“ übereinstimmen muß, da sich auch alte Tiere zwischen Juli und Februar (also während der Jugendentwicklung der Jungtiere) nicht fortpflanzen können. Die Gonadengröße der Alttiere übersteigt zu dieser Zeit die der Jungtiere wahrscheinlich nicht wesentlich (s. dazu auch HÖHN 1947⁷⁾). Es gibt leider keine genaue Untersuchung über den Hormonspiegel von Jung- und Alttieren zur Herbst- und Frühwinterzeit, jedoch spricht die Ähnlichkeit beider Gruppen in Balzhäufigkeit und -form sowie im Zeitpunkt der Mauser ins Prachtkleid für nicht sehr große Unterschiede ihres hormonellen Status.

Die folgende Tabelle zeigt die Ergebnisse zu Frage (1) und (3):

Tab. 11

Art	Alter des Tieres in Tagen, das bei der jeweiligen Art am frühesten anfang zu balzen und sein Alter, in dem es andere Bewegungsweisen des Balz- und Paarverhaltens zeigte						
	Grf	Kzh	Abf	Afr *	Ns-Hkz	Ant-Sp	pp
<i>platyrhynchos</i>	65	61	66	58	60	55	61
<i>acuta</i>	85	90	-	55	-	61	70
<i>spinicauda</i>	75	67	155	67	65	69	77
<i>strepera</i>	47	30	32	(52) ?	-	38	53
<i>flavirostris</i>	55	76	-	31	?	55	34

Zeichenerklärung: Ant-Sp — Antrinken Scheinputzen hinter dem Flügel; Ns-Hkz — Nickschwimmen-Hinterkopfbzudrehen (unabhängig von Kzh); pp — Pumpen als Kopulationsvorspiel (kenntlich an dem darauffolgenden Anschwimmen des Balzobjekts und dem Versuch aufzusteigen. * Afr als Gesellschaftsspielbewegung, nicht als Kopulationsnachspiel)

Die Bewegungsweisen des Paarverhaltens (Ns-Hkz, Ant-Sp und pp) treten also ungefähr gleichzeitig mit denen des Gesellschaftsspiels auf. Die in der Tab. 11 aufgeführten als erste balzenden Erpel waren hierin repräsentativ für alle Jungtiere.

Auffällig ist, wie früh die Tiere anfangen, sexuelles und Balzverhalten zu zeigen, je nach der Art mit 1—3 Monaten.

⁷⁾ Eine Ausnahme bilden wahrscheinlich exotische Arten wie *castanea* mit zwei Brutzeiten im Jahr.

Bei allen Tieren der Tabelle handelt es sich um handaufgezogene Junge, die auf den Menschen oder — angeregt durch den Menschen — auf ihre Geschwister balzten. Der Grund hierfür ist folgender: Körperlich gut entwickelte Jungtiere fangen je nach Art normalerweise im Alter von 2—4 Monaten an, Balzbewegungen zu zeigen, wenn sie normale Sozialkontakte, ausreichenden Bewegungsraum und hinreichende Reize von seiten ihres Sozialkumpans erhalten (d. h. wenn dieser nicht krank ist oder aus einem anderen Grund bewegungslos und uninteressiert herumsitzt). Hierbei stimuliert das Tier einer Gruppe, das zuerst balzt, die anderen sehr schnell zu eigenen Balzbewegungen, wenn sie das Alter für den Balzanfang erreicht haben; d. h. auch noch so starke soziale Reizgebung von seiten eines Gruppenmitglieds konnte keine Reaktion auslösen, wenn die Jungtiere nicht ein gewisses Alter erreicht hatten. Um nun den möglichen Beginn sexueller Verhaltensweisen und der Balz zu bestimmen, konnte ich nicht darauf warten, bis eines der Jungtiere aktiv genug war, mit der Balz anzufangen, und gab daher den von mir aufgezogenen Tieren die sozialen Reize, die sich zur Auslösung der Balz am besten eigneten: der Sozialkumpan (in diesem Fall der Mensch) läuft laut quäkend um die Jungen herum. Diese komische Vorführung brachte auch sehr kleine Küken schon deutlich in soziale Erregung, sie stellten sich parallel, machten Kinnheben und grüßten. Auch Übersprungsputz- und -schüttelbewegungen konnten sehr früh ausgelöst werden. Auf Grund der starken Reaktion jüngerer Küken auf solche Reize, glaube ich, daß ich mit den in der Tabelle aufgeführten Altersangaben für die ersten Balzbewegungen, die ja in derselben Situation auftraten, ziemlich genau die Altersgrenze bei den einzelnen Arten erfaßt habe, an der sie in der Lage sind, Balzbewegungen auszuführen.

Es wäre natürlich möglich, daß spezifische Reize, wie z. B. arteigene optische und akustische, diese Grenze noch nach unten verschieben könnten. Hierzu müßten sehr komplizierte Versuche mit auf Attrappen geprägten Küken gemacht werden; möglich wäre auch, eine führende Entenmutter durch Hirnreizung dazu zu bringen, vor ihren Jungen zu balzen.

In den Familien, in denen ich keinen Einfluß auf das Einsetzen starker sozialer Reizgebung hatte, die also entweder von der arteigenen Ente geführt wurden oder anfangs menschengepägt aufwuchsen, dann aber — im Zuge anderer Versuche — sich selbst überlassen blieben, verspätete sich der Anfang der Balz um bis zu 30 Tage.

b) Die sozialen Reize in der Jugendbalz

Aus den oben geschilderten Tatsachen geht schon hervor, daß zur Auslösung der Balz Gruppenmitglieder ausreichen. Das heißt ja nun aber nicht, daß fremde Sozialkumpane nicht doch besser und früher Balzreaktionen auslösen könnten.

Um dieser Frage nachzugehen, setzte ich 3 Stockentenfamilien (zwei von je einer Stockente geführte und eine handaufgezogene) mit insgesamt 9 ♂♂ und 12 ♀♀ im Alter von 6—7 Wochen in einer Wasservoliere zusammen; sie hatten also alle Möglichkeiten, zwischen eigenen oder fremden Familienangehörigen zu wählen. Die Familienaggression, bei der eine Familie geschlossen die Mitglieder einer anderen angreift, sank schnell und war, als die Jungtiere ungefähr ein Alter von 8—9 Wochen erreicht hatten, nicht mehr zu bemerken. Die Tiere hielten sich zu diesem Zeitpunkt, der mit dem in der Literatur erwähnten Zeitpunkt der endgültigen Familienauflösung recht gut übereinstimmt, auch nicht mehr im Familienverband auf.

Balz und Verpaarung dagegen fand mit einer Ausnahme nur innerhalb der eigenen Familie statt. Die ♂♂ verpaarten sich zwischen Oktober und November fest mit einem ihrer weiblichen Geschwister, die überzähligen ♀♀ balzten weiter auf eins ihrer verpaarten männlichen Geschwister, und dies obwohl das Gesellschaftsspiel von allen Tieren gemeinsam ausgeführt wurde und alle dabei durcheinander schwammen. Individuelle Aggression richtete sich fast ausschließlich gegen Mitglieder anderer Familien.

Interessant war die einzige Ausnahme: eines der familienführenden Stockenten-♀ fing ganz gegen die Regel noch während ihrer Großgefiedermauser an zu balzen. Sie umwarb ein junges ♂ einer anderen Familie heftig und dies bewirkte, daß sich dieses nicht mit einem Familienangehörigen verpaarte, sondern mit dem werbenden alten Stockenten-♀. Die heftige Balz dieses ♀ hatte außerdem zur Folge, daß ein junges ♀ ihrer eigenen Familie, obwohl aktive männliche Geschwister vorhanden

waren, länger als 3 Wochen auf die eigene Mutter balzte, was in keinem anderen Fall beobachtet wurde.

Am Anfang der Brutzeit (Anfang März) ließ ich die Tiere dann frei, und es zeigte sich, daß nur ein Geschwisterpaar die Paarbindung aufrechterhielt und brütete. Am Institutssee herrschte in diesem Jahr ein die natürlichen Verhältnisse weit übersteigender Mangel an weiblichen Stockenten und ältere, stärkere Erpel trieben die Jungerpel sehr bald von ihren weiblichen Geschwistern weg, um sich mit den „neuen“ ♀♀ zu verpaaren. Die ♀♀ setzten dem keinen großen Widerstand entgegen; sie hetzten zwar anfangs gegen den fremden Erpel auf ihre angepaarten Brüder, doch wenn diese nur noch in größerem Abstand hinterherlaufen konnten, weil sie sonst verprügelt wurden, verpaarten sie sich mit dem stärkeren Erpel. Auch der Jungerpel, der das ältere Stockenten-♀ aus einer anderen Familie geheiratet hatte, konnte seine Errungenschaft gegenüber den stärkeren Erpeln nicht verteidigen.

Die hierin bestätigte größere Reizwirkung von Familienangehörigen fand ich auch bei allen anderen untersuchten Arten. In allen mit einer die Jungenschar führenden Mutter aufgezogenen Familien wurden die ersten Balzbewegungen fast ausnahmslos auf die Mutter gerichtet, die im Normalfall inaktiv blieb; erst an zweiter Stelle wurden dann weibliche oder seltener auch männliche Geschwister angebalzt. Eine starke Reaktion auf männliche Geschwister trat aber in der ersten Zeit regelmäßig bei mutterlos aufgezogenen Erpeln auf, so daß man bei diesen Tieren von einer „homosexuellen“ Phase sprechen kann, die vielleicht dadurch zustande kam, daß die weiblichen Geschwister sehr viel träger anfangen zu balzen, während das Verhalten der männlichen Geschwister gleich auffällig und stimulierend war. Die „homosexuelle“ Phase junger Stock-, Schnatter- und chilenischer Spießerpel kann verschieden lange anhalten. Bei beiden handaufgezogenen Schnatterentenfamilien hielt die homosexuelle Phase der ♂♂ trotz heftiger Balz weiblicher Geschwister und fremder Schnatterenten-♀♀ länger als ein Jahr an. Es ist möglich, daß in dieser Art die Mutterbindung zur normalen Verpaarung unerlässlich ist.

Die Antwort auf die auf S. 506 gestellten Fragen lauten also folgendermaßen:

(1) Je nach Art beginnen Jungtiere mit 1–3 Monaten deutlich vom Sozialverhalten der Küken zu unterscheidende Balz- und sexuelle Reaktionen zu zeigen.

(2) Die stärksten auslösenden Reize für dieses Verhalten gehen von den Mitgliedern der eigenen Gruppe aus und sind mindestens teilweise abgestuft nach der Stärke der Bindung (d. h. auch eine inaktive Mutter löst anfangs Reaktionen aus, während die Geschwister noch nicht stimulierend wirken). Junge Erpel können auf starke Reize (wie es die Balzfiguren der ♂♂ anscheinend sind), die von männlichen Geschwistern ausgehen, ebenso wie ihre weiblichen Geschwister mit Balzerregung reagieren und sich mit solchen männlichen Geschwistern verpaaren (wobei auch rein sexuelles Verhalten mit Pumpen und Aufsteigversuchen gegenüber einem bestimmten ♂ ihrer Familie häufig ist).

(3) Die ersten Balzbewegungen und die ersten Verhaltensweisen des Paarzusammenhalts (Scheinputzen, Pumpen und Aufsteigversuche, Nickschwimmen-Hinterkopfbudren) fielen zeitlich nicht deutlich auseinander, so daß kein Grund zu der Annahme vorliegt, solche ersten Gesellschaftsspielenbewegungen seien kein Zeichen für sexuelle Reifung. Diese Tatsache ist wichtig, da die ersten Balzbewegungen der Jungtiere, wie auf S. 509 beschrieben wird, häufig nicht mit den in der Erwachsenenbalz der Art gezeigten übereinstimmen; man sollte also aus dieser Tatsache nicht den Schluß ziehen, daß hinter den Unterschieden in der Balz junger und erwachsener Tiere eine grundsätzlich verschiedene Motivation der Bewegungen liegt; das gleich-

zeitige Auftreten des normalen Paarverhaltens zusammen mit der Bildung einer Jugendehe, die bei geeigneten Umweltsbedingungen bis zur nächsten Brutzeit fort dauern kann, legt nahe, für die Jugendbalz eine ähnliche (wenn auch vielleicht schwächer entwickelte) Motivation anzunehmen wie für die Erwachsenenbalz.

c) Die Bewegungsweisen der Jugendbalz

Da die Verhaltensweisen des Paarzusammenhalts sich bei Jung- und Alttieren nicht unterschieden, gehe ich im folgenden nur auf die Entwicklung des Gesellschaftsspiels ein.

Die in der Tab. 12 aufgeführten Jungerpel waren handaufgezogen und mit der oben S. 507 angegebenen Methode zur frühest möglichen Balz „proviziert“ worden. Die beobachtete Reihenfolge von normal aufgezogenen Tieren stimmte teilweise (nämlich wenn auch im normalen Sozialverband eine frühe starke Reizgebung seitens der Sozialpartner erfolgte) damit überein.

Tab. 12

Art	Anzahl der unter- suchten Tiere	Reihenfolge des Auftretens der Balzbewegungen
<i>platyrhynchos</i>	24	Afr , Kzh , Grf , Abf
<i>acuta</i> *	4	Afr **, Grf , Kzh
<i>spinicauda</i>	6	Afr , Kzh , Grf , (Abf ***)
<i>strepera</i>	12	Kzh , Abf , Grf , (Afr **)
<i>flaviostris</i>	4	Afr , Grf , Kzh

*) Die von mir untersuchten *acuta*-Erpel waren leider zu scheu, um direkt auf von mir gegebene Balzreize zu antworten, so daß ich bei ihnen nicht sicher bin, daß die Reihenfolge mit der der anderen Arten zu vergleichen ist.

**) *acuta*- und *strepera*-♂♂ zeigen Verhaltensweisen, die bei ersteren mit großer Wahrscheinlichkeit, bei letzteren vielleicht (s. S. 491) der Afr-Koordination zuzurechnen sind. Da sie diese Bewegung aber nicht weiter vervollkommenen, und ich daher keine volle Übergangsreihe zur Endform beobachten konnte kann ich bei ihnen nicht so sicher sein.

***) Nur ein Jungerpel führte Abf aus (3mal beobachtet).

Alle in der Tabelle aufgeführten Erpel wiesen die gleiche Reihenfolge auf. Für die Arten, zu denen größeres Zahlenmaterial vorliegt (*platyrhynchos* und *strepera*), muß man also eine sehr geringe Variationsbreite des Reihenfolge-Merkmals annehmen.

Unterschiede ergaben sich bei den Mitgliedern einer Art im zeitlichen Abstand zwischen dem Auftreten einer Bewegung zur nächsten. Z. B. hatte ich zwei Stockerpel, die schon einen Tag nach dem ersten Afr mit Kzh anfangen, während der Abstand sonst 3—7 Tage betrug.

d) Entwicklung der Form der Balzbewegungen

Auch die Untersuchung der Formentwicklung der Balzbewegungen wurde hauptsächlich an den in Tab. 12 aufgeführten Jungtieren durchgeführt, weil ich nur bei ihnen sicher sein konnte, die ersten Balzbewegungen zu beobachten.

α) Afr

Platyrhynchos-♂♂ machten anfangs eine leichte Kippbewegung nach hinten, wobei sie einen heiseren Ton ausstießen, der meist bei Wiedererreichen der Normalstellung von 1—2 weiteren, kürzeren Tönen gefolgt

war: äg — eg-eg; dasselbe Verhalten hatten die jungen *acuta*-♂♂, wobei sich verblüffende Ähnlichkeiten zum Decrescendo-Ruf (LORENZ 1941) der ♀♀ ergaben. Auch die ♀♀ kippen beim Decrescendo häufig etwas nach hinten; Betonung und Länge der Silben stimmten überein, nur die Stimme war natürlich anders.

Spinicauda- und *flavirostris*-♂♂ kippten nur leicht nach hinten, ohne nach dem dabei geäußerten „Ächz“-Ton noch weitere Silben hervorzustoßen.

Die allerersten Afr-Bewegungen von *flavirostris* waren symmetrisch, erst später trat das asymmetrische seitliche Afr auf.

Die oben erwähnten Arten verstärkten diese Bewegungen immer mehr, und die zwei nachfolgenden Silben fallen bei *platyrhynchus*-♂♂ fort. *Acuta* dagegen verstärkt die Kippbewegung nur wenig und die Folge-Silben bleiben, so daß die Verhaltensweise immer noch dem Decrescendo ähnlicher bleibt als dem Afr der Erwachsenen. Wenn die jungen Stockerpel nicht zu früh mit dem Kzh anfangen (wie später besprochen wird, fällt dann die Afr-Bewegung weg), wurde das Afr immer vollkommener, bis es dem Kopulationsnachspiel der Art glich. Jedoch folgte nie Nickschwimmen.

Dieselbe Angleichung des zuerst unvollkommenen Afr an die Erwachsenenform fand auch bei *spinicauda*- und *flavirostris*-♂♂ statt.

β) Kzh

Die Entwicklung dieser Balzbewegung möchte ich nur für *platyrhynchus*-♂♂ beschreiben. In allen anderen Fällen bleibt die Bewegung wenig aufwendig (*flavirostris*, *spinicauda*, *strepera*), oder meine Beobachtungsdaten reichen nicht aus (*acuta*), um die Entwicklung genau zu schildern.

Einige Stockerpel führten anfangs den Balzruf mit einer Nickbewegung aus; ob dies mit dem Kzh in Beziehung steht, weiß ich nicht. Da dieselben Erpel zur gleichen Zeit die normale Kzh-Koordination zeigten, halte ich eine nähere Beziehung zwischen beidem nicht für sehr wahrscheinlich. Diese Verhaltensweise glich der von Stockenten-♀, die während des Ausholens zur Nickschwimmbewegung in der Balz häufig quäken.

Eine sichere „Vorstufe“ des Kzh bestand bei den Jungtieren aus Halsrecken, Anschauen des Partners mit Balzruf und nachfolgendem Nicken, wobei die ersten beiden Komponenten synchron abliefen. Einige Tiere ließen den Balzruf doppelt hören, während sie in der Position des Partner-Anschauens verharrten.

Die Vervollkommnung dieser Bewegung ging nun nicht gleichmäßig vor sich, sondern es entsprach langsam ein immer größerer Prozentsatz der ausgeführten Bewegungen der Endform. Es konnte also durchaus vorkommen, daß das erste Kzh eines Erpels vollkommen war, die folgenden mehr oder minder unvollkommen (schwaches Schwanz- und Flügelheben, schwaches Nickschwimmen), bis sich endlich die Endform durchsetzte.

Die anfangs häufig auftretende Form ohne Flügel- und Schwanzheben sieht man äußerst selten auch bei erwachsenen Tieren dieser Art, sehr viel häufiger dagegen bei nächsten Verwandten, wie z. B. *poecilorhyncha* und *undulata*.

γ) Grf

Alle untersuchten Jungtiere „verpatzten“ die ersten Grf. Die Tiere führten kein Schnabelschütteln im Wasser aus, sondern ein verkrampftes Schnattern und waren nicht in der Lage, sich aufzurichten, d. h. eine Bogenform über dem Wasser zu erreichen. Ein solches Klemmen des Grf wurde auch manchmal an erwachsenen *acuta*-♂♂ beobachtet, und zwar waren es

immer dieselben Individuen, denen der Grf häufig mißglückte. Außerdem beobachtete ich in Slimbridge drei leukistische *acuta*-Erpel, die zwischen 20% und 80% ihrer Grfe in dieser Form ausführten. Ähnliche Formen zeigten auch Tauch-Schwimmenten-Mischlinge häufig, besonders im ersten Jahr.

Das verkrampfte Schnattern im Wasser beobachtete ich überdies an Mischlingen zwischen *Amazonetta brasiliensis* und *Aix sponsa* vor dem Scheinputzen und einem schwach ausgeprägten Balzstreckschütteln. Den drei angeführten Bewegungen (Grf, Scheinputzen von *Aix* und Streckschütteln von *Aix*) ist gemeinsam, daß ein Schnabelschütteln im Wasser von einer anderen Bewegung begleitet oder sehr schnell gefolgt ist.

Ich beobachtete dagegen keine Formunterschiede gegenüber der Endform mehr, wenn der Grf glückte, d. h., wenn das Schnabelschütteln im Wasser und das Aufbäumen richtig ablief. Auch das Wassertropfenspritzen in Richtung des Balzobjekts war dann vollkommen.

Der „Schnatterkrampf“ im Wasser dauerte häufig weit über die Zeit an, in der sonst ein Grf durchgeführt wird; dies hinderte allerdings die erwähnten *acuta*-Erpel nicht daran, die Kzh-Koppelung anzuschließen.

δ) Abf

Auch hier nehme ich nur auf die Stockenten Bezug, da *strepera*-♂♂ eine sehr schwache Ausprägung des Abf zeigen und die insgesamt 3 beobachteten Abf-Bewegungen der *spinicauda*-Jungtiere nicht ausgewertet werden können.

Die ersten Abf-Bewegungen bestanden aus einem Senken des Schnabels auf die Wasseroberfläche, wobei der Vorderkörper kaum merklich tiefer ins Wasser eintauchte, und einem nachfolgenden starken Kinnheben, das häufig verdoppelt wurde, d. h. dem Emporschnellen des Kopfes zum Kinnheben folgte schnell ein weiteres kurzes Senken und nochmaliges Heben.

Auch diese Bewegung wurde nicht immer gleichmäßig stärker. Sie war im übrigen, wie schon DE LANNOY (1967) zeigen konnte, in ihrem Auftreten an auftauchende Rivalen gebunden. Menschengeprägte Einzeltiere führten sie z. B. zum ersten Mal beim Erscheinen von ihnen fremden Menschen aus.

e) Die Entwicklung der Erwachsenenbalz

Schon die Reihenfolge im Auftreten der Balzbewegungen zeigt, daß sich die relativen Häufigkeiten der einzelnen Verhaltensweisen während der Ontogenese ändern. Dabei zeigte nur *flavirostris* die erwartete Reihenfolge von der Bewegung mit niedrigerer Schwelle (gemessen an ihrem Überwiegen bei niedriger Balzintensität) zu denen mit höherer (s. Abb. 13). Alle anderen Jungtiere führen zuerst Bewegungen aus, die entweder im Verhalten erwachsener Tiere bei der Balz ganz fehlen (*platyrhynchos*, *acuta*, *spinicauda* mit Afr) oder eine höhere Schwelle haben als die erst später auftretenden Verhaltensweisen (*strepera*, *spinicauda* und wahrscheinlich *platyrhynchos* mit Kzh).

An *platyrhynchos*-♂♂ konnte ich genauer untersuchen, wie die Entwicklung vor sich geht:

Das Afr überdauert selten nach dem ersten Auftreten des Kzh. Nun schließt sich eine manchmal über 14 Tage dauernde Zeit an, in der die Tiere nur Kzh zeigen. Während dieser Phase kann man die auslösenden Reize für das Kzh genauer untersuchen, um etwaige Unterschiede zur Reizsituation erwachsener Tiere herauszufinden, die vielleicht die Balzunterschiede von jungen gegenüber erwachsenen Tieren erklären könnten.

Zu diesem Zweck wurden mehrere optisch isolierte Stockerpel in der Kzh-Phase durch Töne und Bewegungen des Menschen, auf den sie geprägt

waren, zur Balz gebracht. Das Kzh war bei balzbereiten Erpeln (kenntlich an der Gesellschaftsspielhaltung, s. o. S. 486) durch jeden auffälligen Reiz auslösbar. Am besten bewährte sich jedoch eine schnelle Bewegung auf den Erpel zu. Die Reaktion kam ein- oder zweimal, dann hörte die Aktivität des Tieres auf, wenn man nicht ständig kleinere Reize wie leises „kom-kom“-Rufen o. ä. gab. Mit einer solchen Dauerreizung aber, die selbst nie das Kzh auslöste, blieb das Tier lange in Balzstimmung, d. h. das Kzh blieb weiter durch den Bewegungsreiz auslösbar. Durch Vorversuche wurde festgestellt, daß ein Bewegungsreiz ungefähr 10–14 sec nach einem Kzh am häufigsten eine erneute Bewegung auslöste. Zu diesem Zeitpunkt machte der Erpel Kopfschütteln (Ks). Die Reizgebung auf das Ks hin hatte in 95% der Fälle ein Kzh-Ns (Ns-Nickschwimmen) zur Folge. Die Ergebnisse waren sehr viel schlechter, wenn die Reizung vor dem Ks oder mehr als 1 sec nach ihm erfolgte. Ks ist demnach in dieser Situation ein Zeichen der Reaktionsbereitschaft.

Da der Erpel die kritische Höhe dieser Bereitschaft durch das Ks selbst angab, war es nur noch nötig, den auslösenden Reiz zu geben und die Zeitspanne zwischen einem Kzh-Ns und dem nächsten zu messen, um die „Aufladegeschwindigkeit“ der Kzh-Bereitschaft bei relativ konstanter leichter Dauerreizung (kom-kom-Rufe) festzustellen. Die Methode läßt also die zeitlichen Charakteristika des Kzh-Reaktionssystems sichtbar werden. Auf Abb. 14 ist die Häufigkeit verschiedener Abstandslängen zwischen Kzh-Bewegungen für einen Jungerpel aufgetragen. Man sieht, daß über 60% der (Kzh-Ns) – (Kzh-Ns)-Abstände zwischen 8 und 14 sec liegen. Die längste beobachtete Balzphase betrug 7,3 min und erbrachte 32 Kzh-Ns-Bewegungen.

Sobald die Erpel anfangen, den Grf zu zeigen (meist 8–20 Tage nach dem ersten Kzh), wird dieser wie zufällig in derselben Situation ausgeführt wie das Kzh, jedoch nicht exakt auf den Bewegungsreiz hin, sondern manchmal etwas früher, manchmal mit Verzögerung; er verhindert aber immer in der Zeit die Kzh-Reaktion.

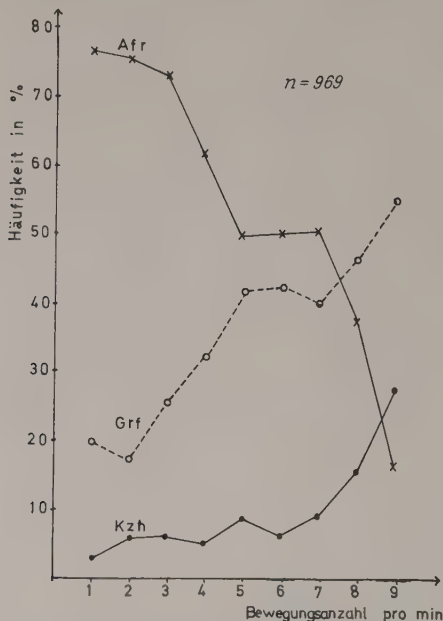


Abb. 13: Die relative Häufigkeit der 3 Balzbewegungen von *flavirostris*-♂ in Abhängigkeit von der Balzintensität (gemessen in Bewegungszahlen pro Minute)

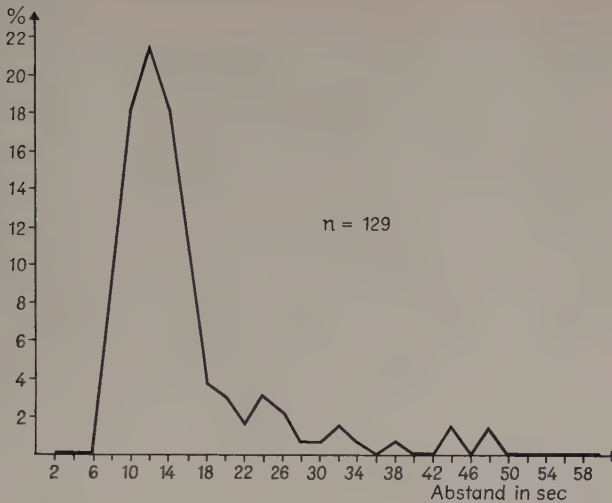


Abb. 14: Abstand Kzh-Kzh bei einem optisch isolierten *platyrhinos*-♂ (4 Monate alt), der einen Bewegungsreiz erhielt, wenn er Bereitschaft für Kzh zeigte
 $n = 129$

Den Grf kann man nun recht leicht auslösen, wenn man auf das Ks des Erpels keinen Bewegungsreiz gibt. Meist führt er dann ein zweites oder gar drittes Ks aus und dann den Grf.

Wenn Abf auftritt, so zeigt es sich fast immer auf denselben Reiz hin wie Kzh. Auch sein Anteil wird geringer, wenn der Bewegungsreiz nicht geboten wird. Allerdings kam das Abf bei diesen menschengepägten Tieren recht selten vor.

Einige Stockerpel waren zu scheu, als daß man näher zu ihnen in den Käfig gehen konnte. Diesen konnten Bewegungsreize nur von außerhalb des Käfigs gegeben werden, die nicht auf sie zu gerichtet waren. Die gebotene Reizart lag also ungefähr zwischen dem Dauerreiz und dem üblichen Bewegungsreiz. Die scheuen Erpel führten überdies häufiger Abf aus. Auf Abb. 15 sieht man die prozentualen Häufigkeiten der 3 Bewegungen bei drei verschiedenen Methoden der Reizgebung und zwei verschiedenen scheuen Erpelgruppen. Der Unterschied zwischen den beiden vergleichbaren Häufigkeitsverteilungen (zahme Erpel mit und ohne Bewegungsreiz) ist mit $p < 0,001$ statistisch signifikant.

Fast alle scheuen Tiere reagierten überdies nach längerer Reizung mit Furcht oder später (im Alter von etwa 4 Monaten) mit Aggression. Da sie diese Stimmung nun mit keinem Objekt ihres reizarmen Käfigs in Zusammenhang bringen konnten, projizierten sie den „Feind“ auf den einzigen Punkt im Käfig, der keine genaue Fixierung erlaubte und doch sichtbar war: nämlich die eigene Schwanzregion. Dieses Phänomen trat auf, obwohl sie länger als eine halbe Stunde am Tag ihr Balzobjekt, also einen Menschen sahen. Die Angst äußerte sich in entsetzter Flucht vor diesem Phantomfeind und bei aufkommender Aggression bissen sie sich in ihrem Schwanz fest und kreiselten so eine Zeitlang im Wasser. Das trat besonders häufig auf, wenn sie in Balzstimmung waren, d. h. gleich nach einer Balzbewegung.

Beim Vergleich der Auslösungscharakteristika von Grf, Kzh und Abf der Jungerpel mit denen der erwachsenen sind keine Unterschiede zu bemerken: Auch erwachsene Erpel reagieren auf Bewegungsreize des angebalzten ♀ oder mitbalzender Erpel mit Kzh oder Abf, wenn dagegen kein solcher Reiz auftritt, meist mit Grf (s. o. S. 499).

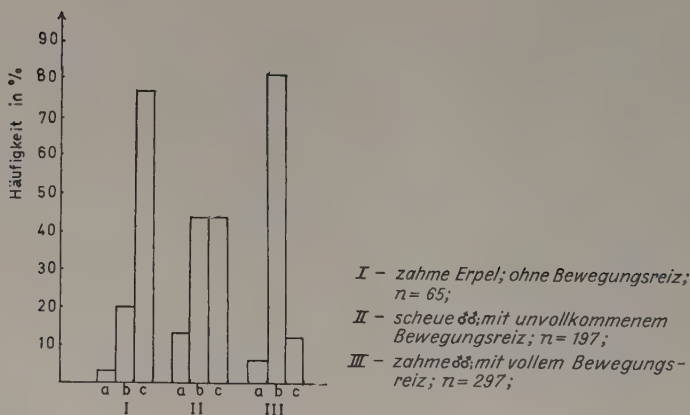


Abb. 15: Die relative Häufigkeit von Abf, Kzh und Grf in der Balz menschengepäugter junger Stockerpel unter verschiedenen Auslösebedingungen
a — Abf; b — Kzh; c — Grf

Es gibt einige Hinweise darauf, daß das Auftauchen und Verschwinden von bestimmten Verhaltensweisen bei Stockerpeln etwas mit dem hormonellen Status des Tiers zu tun haben könnte. An alten hormonell gestörten und an älteren kastrierten Stockenten-♀♀ sah ich mehrmals Afr, und zwar in ziemlich schwacher Form, etwa wie am Anfang der Balz junger Erpel. Eins der ♀♀ machte später auch Kzh. (Die drei Kzh-Bewegungen, die ich von ihr sah, bestanden aus einem plötzlichen Aufrecken des Halses, wobei der angebalzte Erpel angesehen und ein lautes „Quäk“ — einmal auch zwei solche Töne — geäußert wurde, und einem kurzen Nickschwimmen⁸⁾.)

Tab. 13 zeigt einen Vergleich zwischen verschiedenen Balztypen der Stockenten; die Jungerpel durchlaufen 2 Balzstadien.

Tab. 13: Balzstadien der Stockente

	Grf	Kzh	Abf	Afr *	Ant - Sp	Ns	Hkz	h	pp
♂ Stadium I	-	-	-	+	+	+	+	-	+
♂ Stadium II	-	+	-	(+)	+	(+)	+	-	+
erwachsenes ♂	+	+	+	-	+	-	+	-	+
hormonell gestörte ♀♀	?	(+)	?	+	+	+	?	?	+
junge ♀♀	-	-	-	-	+	+	(+)	+	+
erwachsene ♀♀	-	-	-	-	(+)	+	-	+	+

Zeichenerklärung: Ant-Sp — Antrinken-Scheinputzen; h — Hetzen; Hkz — Hinterkopfbzudrehen; Ns — Nickschwimmen, das unabhängig vom Kzh gezeigt wird; pp — Pumpen als Kopulationsvorspiel. * — Afr als Gesellschaftsspielbewegung, nicht als Kopulationsnachspiel

Auch das Afr der jungen *spinicauda*-♂♂ verschwindet kurz nach dem ersten Auftreten des Kzh als selbständige Bewegung. Jedoch hält es sich als

⁸⁾ Es scheint, daß Schwimmtenten-♀♀, ebenso wie auch Tauchenten-♀♀, nur sehr viel seltener, in gewissen Situationen männliche Balzbewegungen ausführen können. JOHNSGARD berichtete (1965a) über ein Krickenten-♀, das im Gesellschaftsspiel der Erpel Grf und Kzh ausführte; ich beobachtete ein Schnatterenten-♀, das mehrmals Grf machte; die Balzrufe der Erpel werden auch von ♀♀ gezeigt (*acuta*-♀♀, *penelope*-♀♀), nur sind sie wegen der unterschiedlichen Stimme manchmal kaum wiederzuerkennen. Dies alles gilt für normale ♀♀, kenntlich am Schlichtkleid, das sofort bei hormonellen Störungen, wie sie die oben erwähnten Stockenten hatten, ganz oder teilweise mit dem Prachtkleid vertauscht wird.

„Teilbewegung“ des Kzh bis zu der Zeit, in der der Grf zur einzigen Balzbewegung wird. Während der Phase, in der der Grf schon etwa 5mal so häufig ist wie das Kzh, sind mehr als 15% des letzteren von Afr begleitet. Hierbei ersetzt das Afr allem Anschein nach den Balzruf des Kzh.

Auch die Beobachtungen an anderen Jungtieren (*platyrhynchos*, *superciliosa*, *acuta*) bestätigen, daß zwischen Kzh und Afr irgendwelche besonderen Beziehungen bestehen. Alle erwähnten Jungtiere lassen in selteneren Fällen gleich nach dem Kzh Afr sehen, d. h. sie nehmen nach dem Hochreißen des Kopfes, der Flügel und des Schwanzes nicht mehr die Normalhaltung ein, sondern kippen aus dieser Haltung direkt nach hinten. Auf S. 499 erwähnte ich schon die bei etwa 5% der Stockentenpopulation festgestellte Tendenz, nach dem Kzh etwas nach hinten zu kippen, allerdings fehlt hier in den meisten Fällen das Schwanzschütteln und der Grunzton, die unbedingt zum Afr gehören. Ein von mir untersuchter Erpel der Rückkreuzung *strepera*/*platyrhynchos* $\times$ *platyrhynchos* zeigte regelmäßig Afr nach seinem Kzh auch SHARPE und JOHNSGARD (1966) fanden unter ihren F₃-Erpeln *acuta*/*platyrhynchos* ein Individuum mit einer solchen Anomalie.

Tab. 12 hat gezeigt, daß sowohl *strepera* als auch *spinicauda* und *platyrhynchos* früher Kzh ausführen als Grf. Auf S. 502 wurden die Argumente dafür angeführt, daß das Kzh von *strepera* und *spinicauda* eine höhere Schwelle hat als der Grf. Die Versuche mit jungen Stockerpeln sprechen auch dafür, daß zur Auslösung des Kzh ein stärkerer Reiz nötig ist als zur Auslösung des Grf.

Die Entwicklung ist bei *spinicauda* besonders kraß, da hier das Kzh, also die höherschwellige Bewegung, nach und nach aus der Balz ganz verschwindet, wogegen der anfangs fehlende Grf als einzige Balzbewegung übrigbleibt. An Jungtieren dieser Art findet man charakteristische Züge der Gesellschaftsbalz, die erwachsenen Tieren fehlen und die mit der Veränderung der relativen Häufigkeit von Grf und Kzh zusammenhängen könnten: Abb. 16 zeigt, daß der Abstand zwischen zwei Grf-Bewegungen mit zunehmendem Alter und abnehmender Kzh-Häufigkeit kürzer wird (gemessen in Grf-Grf-Folgen in Prozent, die unter 20 sec liegen).

Die Unterschiede zwischen I und II (Abb. 16) sind sowohl für kurze Grf-Sequenzen als auch für die Kzh-Häufigkeit in der Balz mit $p < 0,02$ gesichert.

Wenn man die Verhaltensweisen aus zählt, die junge oder alte Erpel zwischen den Grf-Bewegungen ausführen, Abb. 17 (die Abstände der 20 Grf-Folgen wurden so gewählt, daß sie bei beiden Altersklassen vergleichbar

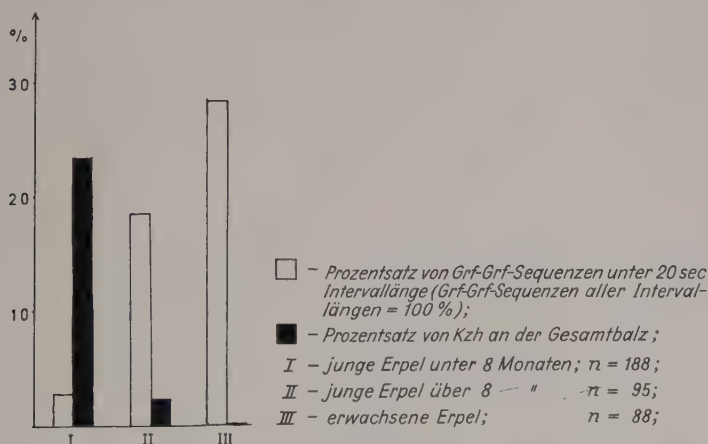


Abb. 16: Die möglichen Beziehungen zwischen dem Kzh-Vorkommen und Schwierigkeiten beim Ausführen des Grf bei *spinicauda*-3♂

waren), wird deutlich, daß mit Ausnahme des Balzrufs (Afs) alle zwischen-geschobenen Verhaltensweisen vom jungen Tier häufiger gezeigt werden. Jungtiere wirken aufgeregter und aktiver. Das gehäufte Parallelstellen ist besonders charakteristisch. Man erwartet jeden Augenblick einen Grf zu sehen, da der Erpel auch schon den Kopf aufs Wasser senkt. Stattdessen schaut das Tier plötzlich aufgeregt seinen Balzpartner an, macht Nickschwimmen um ihn herum und läßt erkennen, daß es hochgradig erregt ist. Wenn nun die Grf-Intentionen seltener werden, steigt die Anzahl der richtig ausgeführten Grf und sinkt die Anzahl der Kzh-Bewegungen. Dem Beobachter drängt sich der Verdacht auf, daß während dieser Entwicklungsperiode weder Motivation noch Grf-Bereitschaft des Erpels wechselt, sondern daß die Motorik des Grf irgendwie blockiert ist. Dies würde erklären, wie er das für das höherschwellige Kzh nötige Erregungsniveau erreicht. Je glatter der Grf dann ausgeführt wird, desto sicherer reagiert der Erpel seine Balz-erregung in ihm ab⁹⁾.

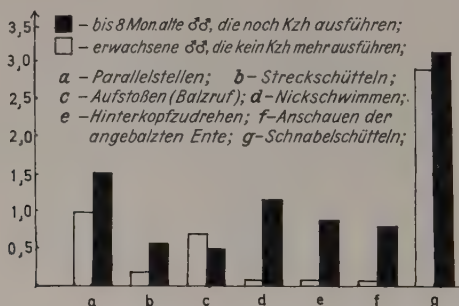


Abb. 17: Durchschnittliche Anzahl verschiedener Verhaltensweisen, die von *spinicauda*-♂♂ zwischen zwei Grf-Bewegungen ausgeführt werden

f) Die Entwicklung der attypischen Koppelungen

Keines der Jungtiere zeigte die arteigene Koppelung von Anfang an. *Strepera* (Kzh-Abf) führt das Abf unabhängig aus, ebenso wie *flaviostris* (Grf-Kzh) und *acuta* (Grf-Kzh) das Kzh. Nun verwundert das bei den beiden letzten Arten weniger, weil sie auch in der Erwachsenenbalz die Zweitbewegung noch unabhängig zeigen können. Erwachsene *strepera* haben dagegen kein unabhängiges Abf mehr. Die Koppelung entwickelt sich relativ langsam, indem die Zweitbewegung immer häufiger in zeitliche Beziehung zur Erstbewegung tritt. Der Abstand zwischen Erst- und Zweitbewegung ist dabei zuerst relativ groß und wird erst langsam kürzer.

g) Diskussion der Ontogenese der Balz

Alle oben beschriebenen Entwicklungstendenzen (das Auftauchen und Verschwinden von Bewegungsweisen, die Verschiebungen von relativen Häufigkeiten, die späte Herausbildung von Koppelungen und typischer Intensität können Ausdruck sehr verschiedener Veränderungen im Reaktionssystem der Tiere sein. Möglich wäre unter anderem:

1. Motivationsänderungen a) qualitativer und b) quantitativer Art.

⁹⁾ Das Material stammt hauptsächlich von einem einzigen jungen *spinicauda*-♂, dessen Kzh-Phase besonders ausgedehnt war. Da außerdem auch manche erwachsene ♂♂ dieser Art sehr selten Kzh ausführen, steht zu vermuten, daß starke individuelle Unterschiede existieren. Dies ändert aber nichts an der aufgefundenen Beziehung zwischen Grf und Kzh.

2. Schwellenveränderungen der Bewegungen durch a) Reifung oder b) durch motorisches Einschleifen der Verhaltensweisen.

3. Veränderungen der a) Reizsituation oder b) ihrer Bewertung.

1a, b sind von 3b schon theoretisch schwer zu trennen. Eine oberflächliche Beschreibung kann alle erwähnten Punkte unter den Begriff „Schwellenänderung“ fassen. Die vorhandenen Beobachtungsdaten lassen bisher keine genauere Spezifizierung zu, aber vielleicht kann man den Bereich, in dem man nach Änderungen sucht, etwas einengen.

(1) Das Auftauchen und Verschwinden des Afr.

Hier besteht die Möglichkeit, daß die Reizsituation der untersuchten Jungtiere sich von der erwachsenen unterschied:

Die sich aus der Aufzuchtsmethode ergebende größere Landgebundenheit brachte die Jungen dazu, anfangs auf dem Land zu balzen, während erfahrene Enten dazu gerichtet das Wasser aufsuchen. Nun wissen wir ja schon aus der Verbreitung des Afr in der Balz, daß mehrere Arten (*crecca*, *capensis*, *flavirostris*) die Bewegung auf dem Land ausführen¹⁰).

Es ist aber sicher zu einseitig, die jugendliche Landbalz allein für das Auftauchen des Afr verantwortlich zu machen. Erwachsene Erpel, die gezwungenermaßen (wenn die Wasserfläche zu klein ist) oder auch freiwillig (wie z. B. *spinicauda* mit dem Balzruf als einziger Balzbewegung) auf dem Land balzen, führen kein Afr aus. Im ersten Fall zeigen sie ihre normalen Verhaltensweisen, also Grf, Kzh usw., im zweiten entwickeln viele Arten spezielle Landbalzformen.

Daß hormonell gestörte Stockenten-♀♀ Afr zeigen können, spricht dafür, daß diese nur sehr kurz am Anfang der Jugendbalz auftretende Bewegung mit dem noch nicht voll entwickelten hormonellen Status der Jungtiere in Zusammenhang steht.

(2) Daß das Kzh häufig früher auftritt als der Grf, obwohl alle untersuchten Arten den Grf in der Erwachsenenbalz leichter (bei niedrigerer Balzintensität) ausführen, ist allem Anschein nach nicht mit einer späteren Erhöhung der Schwelle für das Kzh verknüpft. Die besonders gut untersuchten Stockenten führen in der Jugendbalz das Kzh auf dieselben Reize hin aus, wie in der Erwachsenenbalz. Die „Schwelle“ für den Grf scheint sich auch nicht mehr zu verändern, wenn er erst einmal aufgetaucht ist. Es liegt nahe, hier von einer „Reifung“ der Koordination zu sprechen, die jedoch nicht mit dem Alter korreliert zu sein braucht, sondern eher vom Ausmaß an sozialer Reizgebung, die der Erpel erlebt hat, abhängt. Die Ergebnisse, die an *spinicauda*-Erpeln gewonnen wurden, weisen auf die Möglichkeit hin, daß aus Mangel an „Übung“ motorische Blockierungen auftreten könnten, die das Tier auf ein Erregungsniveau kommen lassen, das später nie wieder erreicht wird, wenn die Bewegungen gut eingefahren sind. Möglicherweise ist das Kzh von *spinicauda* eine Verhaltensweise, die eine so hohe Schwelle hat, daß sie in der Normalbalz der Art kaum mehr vorkommt.

(3) Keine der Verhaltensweisen zeigt am Anfang typische oder fixierte Intensität. Die Entwicklung der Formstarrheit geht teilweise sicher auf motorische Lernvorgänge zurück (besonders beim Grf liegt das nahe). Jungtiere lernen allem Anschein nach, wie man den Grf richtig koordiniert, ohne steckenzubleiben. Auch dies ist mit einer alterskorrelierten Reifung nicht zu erklären, da auch Erpel, die erst mit 4 statt 2 Monaten anfangen zu balzen, keine typische Intensität zeigen, während 4monatige balzerfahrene

¹⁰) Für Afr als Kopulationsnachspiel gilt dasselbe; die Erpel hatten kurz davor auch gerade „Land“ unter den Füßen.

Tiere keine Unterschiede mehr zur Erwachsenenbalz aufweisen. Jedoch sind auch hier hormonelle Unterschiede als Ursache möglich.

h) Zusammenfassung der wichtigsten Charakteristika der Jugendbalz

(1) In der Jugendbalz von 5 untersuchten Arten wurden 5 Bewegungsweisen aufgefunden, die den Erwachsenen im Gesellschaftsspiel fehlen (3mal Afr, je 1mal Kzh und Abf).

(2) Die Bewegungen werden anfangs nicht in der vollen arttypischen Form ausgeführt.

(3) Die spätere Zweitbewegung von Koppelungen tritt anfangs nur unabhängig auf.

2. Untersuchung von Artbastarden

a) Bewegungsform und -auftreten

Tab. 14: Bewegungen der Mischlinge

Anzahl der untersuchten Tiere	Mischlingstyp	Grf	Kzh	Abf	Afr
2	<i>acuta</i> / <i>castanea</i>	2a	2a	1n	1n
?	/ <i>crecca</i> *	2a	2a	1n	0-
1	/ <i>falcata</i>	2a	2a	0?	0?
?	/ <i>flaviostris</i> *	2a	2a	<u>0n</u>	1n
4	/ <i>platyrhynchos</i>	2a	2a	1n	0-
2	/ <i>spinicauda</i>	2a	1ns	0-	0-
2	<i>bahamensis</i> / <i>capensis</i>	0?	1n	1n	1?
4	/ <i>castanea</i>	1n	1n	2a	1n
3	/ <i>cyanoptera</i>	0-	0-	1r	0-
2	/ <i>flaviostris</i>	1n	1n	1n	1n
?	/ <i>spinicauda</i> *	1n	0-	1n	0-
2	<i>capensis</i> / <i>castanea</i>	1n	2a	1n	2a
1	/ <i>spinicauda</i>	1n	0?	0?	1?
1	<i>castanea</i> / <i>erythrorhyncha</i>	1n	1n	1?	1?
2	/ <i>spinicauda</i>	2a	1n	<u>1-</u>	1n
5	/ <i>strepera</i>	2a	2a	2a	1n
1	<i>clypeata</i> / <i>strepera</i>	1r	1r?	1r	0?
2	<i>crecca</i> / <i>flaviostris</i>	2a	2a**	1n	2a
1	<i>cyanoptera</i> / <i>flaviostris</i>	1r	1r?	0?	1n?
2	<i>falcata</i> / <i>sibilatrix</i> - F ₂	1n	1n%	<u>0n%</u>	0-
2	<i>flaviostris</i> / <i>platyrhynchos</i>	2a	2a	<u>1-</u>	1n
1	/ <i>spinicauda</i> - R - F ₂	2a	1n	0-	1n
1	/ <i>strepera</i>	2a	2a	1n	1n
1	<i>penelope</i> / <i>platyrhynchos</i>	1n	1?	1n?	0?
6	/ <i>strepera</i>	1n	1nv	1nv+	0-
4	<i>platyrhynchos</i> / <i>sibilatrix</i>	1n	1nv	1nv+	0-
3	/ <i>spinicauda</i>	2a	1n	1n	0-
3	/ <i>strepera</i> - R - F ₂	2a	2a	2a	<u>0n%</u> ***
2	<i>sibilatrix</i> / <i>strepera</i>	1n	1n	1nv+	0?

Zeichenerklärung: 0 — keine der Elternarten zeigt die Bewegung; 1 — eine der Elternarten zeigt die Bewegung; 2 — beide Elternarten zeigen die Bewegung; a — Zwischenform zwischen den Bewegungsformen beider Elternarten; n — die Bewegung wird normal ausgeführt; r — „reduziert“ — der Mischling zeigt die Koordination nicht vollkommen; R-F₂ — Rückkreuzung der F₁ mit der zuerst stehenden Art; s — selten; v — die Bewegung hat keine fixierte Intensität; — die Tiere wurden nicht genügend lange beobachtet, um feste Aussagen zu machen; % — nicht von allen Erpeln dieses Typs gezeigt.

⁺) Das Fehlen der fixierten Intensität drückte sich wie bei den Jungerpeln in zwei Variationsmöglichkeiten aus: das Abf variierte in Aufwendigkeit und wurde manchmal „doppelt“ ausgeführt, d. h. dem Kinnheben nach dem Einsinken des Vorderkörpers ins Wasser folgte sehr schnell ein schwächeres zweites Einsinken und Kinnheben.

*) Diese Mischlingstypen wurden von W. VON DE WALL gründlich untersucht, ich beziehe mich hier auf seine Ergebnisse und Filme.

**) Obwohl *flavirostris* keine typische Intensität zeigt, war die Bewegung der Mischlinge eindeutig formstarr, wie bei *crecca*.

***) Einer von 3 R-F₂-Erpeln führte, wie schon auf S. 515 beschrieben wurde, Afr gleich im Anschluß an Kzh aus.

Aus der Tabelle geht folgendes hervor:

(1) Wenn beide Elternarten die Bewegung in der Balz ausführen, so zeigen die Mischlinge stets eine Zwischenform zwischen den homologen Bewegungen der Eltern.

(2) Wenn bei einer Elternart die Bewegung nur in der Jugendbalz, bei „abnorm“ balzenden Erpeln¹¹⁾ oder in einer Situation außerhalb des Gesellschaftsspiels vorkommt (z. B. als Kopulationsnachspiel), wogegen die Verhaltensweise beim anderen Elternteil in der Normalbalz vorkommt, zeigen die Mischlinge die Zwischenform zwischen beiden Ausprägungsarten auch in der Situation, die nur bei einer Elternart für die Auslösung der Bewegung typisch ist.

Dafür folgende Beispiele: *Flavirostris* zeigt Afr sowohl in der sozialen Balz als auch als Kopulationsnachspiel. *Platyrrhynchos* führt die Bewegung in der Balz nur während einer kurzen Jugendphase (s. S. 511) und als Nachspiel aus. Beide Arten besitzen eine gut unterscheidbare artspezifische Form der Bewegung. Die Mischlinge zwischen ihnen zeigen in allen genannten Situationen, ganz gleich ob sie nur für die eine Art oder für beide als auslösende Situation typisch ist, dieselbe, immer gleiche formale Zwischenform. Ein Aufspalten in die artspezifischen Formen wurde nie beobachtet. Wie in der Anmerkung¹¹⁾ schon erklärt wurde, ist ein *babama*-Erpel bekannt, der Kzh ausführt. Er nimmt dabei den Kopf und den Schwanz hoch und der Flügelspiegel wird sichtbar. *Flavirostris* zeigt bei ihrem Kzh keine Schwanzbewegung, dagegen aber ein etwas stärkeres Kopfhochreißen. Mischlinge zwischen normalen Bahama-Enten, die nie Kzh zeigten, und *flavirostris* weisen im Kzh eine Komponente des Schwanzhochhebens auf. Dasselbe gilt für Mischlinge zwischen *flavirostris* und *spinicauda*, für die das Kzh jetzt aus der Jugendbalz bekannt ist (s. S. 509).

(3) Arten, bei denen die Bewegung weder aus der Jugendbalz noch aus balzfremden Situationen bekannt ist, bringen mit bewegungspositiven Arten Mischlinge hervor, die völlig normale Koordinationen zeigen; sie können von den unter (1) und (2) besprochenen Bewegungsformen nicht unterschieden werden. Es wurden nur zwei Ausnahmen gefunden: das Abf tritt bei *flavirostris*/*platyrrhynchos*- und *castanea*/*spinicauda*-Mischlingen nicht auf.

(4) Punkt (3) gilt nicht für Mischlinge mit den Blauflügelenten. Solche Mischlinge (untersucht wurden *bahamensis*/*cyanoptera*, *cyanoptera*/*flavirostris* und *clypeata*/*strepera*) zeigen mindestens einen Teil der Koordinationen unvollkommen; sie ähneln darin eher *Anas*/*Aythya*- und *Anas*/*Aix*- als *Anas*/*Anas*-Mischlingen.

Die untersuchten Mischlinge mit Blauflügelenten führten den Grf in einer Weise aus, wie man es auch an Tauch-Schwimmenten-Mischlingen sehen kann (H. MAU, in Vorb.): ein kurzes Schnabelschütteln im Wasser ist gefolgt von einem manchmal nicht ganz vollständigen Streckschütteln, d. h. die für den Grf charakteristische Bogenform des Erpels über dem Wasser wird nicht erreicht, da die beiden Teile des Grf, die dazu gleichzeitig ablaufen müßten, auseinanderfallen.

Das Abf dieser Mischlinge ließ das Einsinken des Vorderkörpers ins Wasser und das Abheben des Hinterkörpers vom Wasser fast völlig vermissen. Die drei *bahamensis*/*cyanoptera*-Mischlinge ließen dabei einen leisen „Trompetenton“ — den Balzruf — hören. Das reduzierte Abf des *clypeata*/*strepera*-Hybriden sah dennoch recht imposant aus, da das Löffelenten-Kinnheben noch stärker ist als das der Schnatterente und so diese Teile des Abf — intermediär — aufwendiger waren als beim bewegungspositiven Elternteil (*strepera*).

¹¹⁾ W. VON DE WALL beobachtete und filmte 1961 einen *babama*-♂ in Slimbridge, der Kzh ausführte, das der Art sonst fehlt.

Um den Unterschied der Vertreter der Blauflügelenten zu den anderen *Anas*-Arten klarer zu machen, vergleichen wir das Abf von 3 *bahamensis*-Mischlingen: *bahamensis/flavirostris*, *bahamensis/cyanoptera* und *bahamensis/Aix sponsa*. Die beiden ersten Kreuzungspartner gehören zur Gattung *Anas*, wie *bahamensis* selbst, die letzte dagegen (*Aix*) gehört zu einem anderen Tribus (*Cairinini*), steht also relativ weit entfernt. In diesen Kreuzungen besitzt jeweils nur *bahamensis* das Abf. Dennoch führt der *flavirostris/bahamensis*-Mischling das Abf in fast derselben Stärke aus, wie *bahamensis*, wogegen die beiden übrigen starke Reduktionen vergleichbaren Ausmaßes aufweisen, so daß die Koordination schwer wiederzuerkennen ist. Die Vertreter der Blauflügelgruppe verhalten sich also in diesem Punkt nicht wie die übrigen Anatini der Pfeif-, Spieß-, Krick-, Kastanien- und Stockentengruppe, die alle, auch wenn sie bewegungsnegativ sind, eine gewisse „Prädisposition“ zur Ausbildung der Verhaltensweisen mitbringen, so daß der Verdacht aufkommt, daß sie die Koordinationen latent besitzen. Daß ein solcher Gedanke nicht aus der Luft gegriffen ist, beweisen außer den schon angeführten Tatsachen (Auftauchen der Koordinationen in balzfremden Situationen, bei abnorm balzenden Individuen und in der Balzontogenese) die folgenden drei Fälle:

(5) In drei Fällen (*acuta/flavirostris*, *falcata/sibilatrix*-F₂ und *platyrhynchos/strepera*-R-F₂) zeigten Mischlinge Koordinationen in der Balz, die beide Elternarten dort vermissen lassen. In den ersten beiden Fällen erscheint die Abf-Bewegung in normaler Häufigkeit und unabhängig, im letzten wird die auftauchende Verhaltensweise im Anschluß an eine andere ausgeführt (Kzh-Afr). Die *acuta/flavirostris*-Mischlinge wurden 1961 von VON DE WALL beschrieben und gefilmt. Seine Deutung war schon die, daß anscheinend die Koordination latent vorhanden sein müsse, ihr Fehlen in der Balz der Eltern also sekundär sei.

Das Abf dieser Mischlinge war normal aber nicht besonders aufwendig. Jedoch war es stärker ausgeprägt als z. B. das von *strepera*. Der Schnabel wird nicht bis aufs Wasser gesenkt und der Hinterkörper wird um etwa 45° angehoben. Der 2. Fall war ein Tier von zwei F₂-Mischlingen der Kreuzung *falcata/sibilatrix*. Die beiden Erpel unterschieden sich grundlegend voneinander, indem einer von ihnen (und das auch noch selten) den Grf ausführte, also eine Bewegung weniger als der bewegungspositive Elternteil (*falcata*), der andere dagegen Grf, Kzh und Abf, also eine Bewegung mehr als *falcata*.

Interessanterweise konzentriert sich das unerwartete Auftauchen (*acuta/flavirostris*, *falcata/sibilatrix*) oder Wegbleiben (*castanea/spinicauda*, *flavirostris/platyrhynchos*) einer Bewegung auf das Abf.

Beachtenswert ist der Unterschied zwischen einem solchen Fehlen des Abf bei Mischlingen, deren Eltern nachgewiesenermaßen die Koordination teils latent, teils offen besitzen, und dem normal häufigen Auftreten des Abf, wenn auch in reduzierter Form bei Mischlingen wie *bahamensis/Aix sponsa*, wo nur ein Elternteil die Koordination besitzt.

(6) Mischlinge mit einer der Pfeifenten (*penelope*, *sibilatrix*) zeigen häufig keine typische oder fixierte Intensität der Bewegungen Abf und Kzh.

b) Die Koppelungsgruppen der Mischlinge

Die Ergebnisse kann man folgendermaßen zusammenfassen:

(1) Wenn die Koppelung von beiden Eltern gezeigt wird, dann kommt sie auch beim Mischling vor, jedoch manchmal seltener (wie z. B. *acuta/castanea*).

(2) In den meisten Fällen, in denen nur ein Elternteil die Koppelung besitzt, wird sie vom Mischling gezeigt (Ausnahmen: *penelope/strepera*, *castanea/spinicauda*). Dies ist unabhängig davon, ob die Mischlinge die Bewegungen der Koppelungsgruppe vollständig ausführen, oder reduziert, wie die Blauflügelgruppen-Hybriden. Danach kommen also bei bestimmten Kreuzungen Dreier-Sequenzen vor.

(3) Die Zeitabstände zwischen den Koppelungen sind häufig etwas länger als die der Elternarten. Z. B. zeigen *crecca* und *flavirostris* die Grf-Kzh-Sequenz mit dem Abstand 0,8—1,8 sec und einem Durchschnittswert von

Tab. 15: Koppelungen der Mischlinge

Mischlingstyp		Koppelungen der Elternarten	Koppelungen des Mischlings
2	<i>acuta</i> / <i>castanea</i>	Grf - Kzh / Grf - Kzh*	Grf - Kzh (selten)
?	/ <i>crecca</i>	Grf - Kzh / Grf - Kzh*	Grf - Kzh
1	/ <i>falcata</i>	Grf - Kzh / -	Grf - Kzh
4	/ <i>platyrhynchos</i>	Grf - Kzh / -	Grf - Kzh
4	<i>bahamensis</i> / <i>castanea</i>	- / Grf - Kzh*	Grf - Kzh* ?
2	/ <i>flavirostris</i>	- / Grf - Kzh	Grf - Kzh
2	<i>capensis</i> / <i>castanea</i>	- / Grf - Kzh*	Grf - Kzh
2	<i>castanea</i> / <i>spinicauda</i>	Grf - Kzh* / -	-
5	/ <i>strepera</i>	Grf - Kzh* / Kzh - Abf*	(Grf -) Kzh (- Abf)
1	<i>clypeata</i> / <i>strepera</i>	- / Kzh - Abf*	Kzh - Abf
2	<i>crecca</i> / <i>flavirostris</i>	Grf - Kzh* / Grf - Kzh	Grf - Kzh*, Grf - Afr %
1	<i>cyanoptera</i> / <i>flavirostris</i>	- / Grf - Kzh	Grf - Kzh
2	<i>flavirostris</i> / <i>platyrhynchos</i>	Grf - Kzh / -	Grf - Kzh %
1	/ <i>spinicauda</i> - R-F ₂	Grf - Kzh / -	Grf - Kzh*
1	/ <i>strepera</i>	Grf - Kzh / Kzh - Abf*	(Grf -) Kzh (- Abf)
6	<i>penelope</i> / <i>strepera</i>	- / Kzh - Abf*	-
4	<i>platyrhynchos</i> / <i>sibilatrix</i>	- / -	Grf - Kzh
3	/ <i>strepera</i> - R-F ₂	- / Kzh - Abf*	Grf - Abf %, Kzh - Afr %
2	<i>sibilatrix</i> / <i>strepera</i>	- / Kzh - Abf*	Kzh - Abf, Grf - Abf

Zeichenerklärung: R-F₂ — Rückkreuzung mit der als ersten genannten Art; % — nicht von allen Erpeln dieses Typs gezeigt. * — Zweitbewegung nicht unabhängig

etwa 1,3 sec, wogegen die zwei Mischlinge einen Durchschnittswert von 1,8 aufwiesen (1,6—2,0 sec).

Diese beiden Tiere ähnelten sonst in der Balz sehr viel mehr der europäischen Krickente als der chilenischen: Das Kzh hatte fixierte Intensität, kam unabhängig nicht mehr vor, und die Koppelung schloß immer ein Kopfschütteln (Ks) ein (Grf-Ks-Kzh). Außerdem war das weit ausholende Nickschwimmen von *flavirostris* stark reduziert¹²⁾.

Alle Mischlinge mit *castanea*- oder *strepera*-Elternteil nehmen zwischen den Bewegungen der Koppelung für längere oder kürzere Zeit die Normalhaltung ein, während die angeführte Elternart die Zweitbewegung direkt an die erste anschließt.

(4) In zwei Fällen tauchten bei allen untersuchten Mischlingen Koppelungen auf, die keine der Elternarten zeigte: Grf-Kzh (mit einer Abstandslänge von 1,4—4,0 sec) bei 4 Mischlingen zwischen den koppelungsnegativen Arten *platyrhynchos* und *sibilatrix*¹³⁾ und Grf-Abf bei zwei Mischlingen zwischen *sibilatrix* und *strepera*.

Allgemein muß man also feststellen, daß untypische (also von keiner der Elternarten gezeigte) Koppelungen an Artbastarden häufiger zu beobachten sind, als an den Vertretern reiner Arten; meine Beobachtungen ergaben 9 solche Fälle unter 45 beobachteten Mischlingen verschiedener Kreuzungen (4 von 18 Kreuzungstypen wiesen einen oder mehrere Vertreter mit solchen „Anomalien“ auf).

¹²⁾ Wenn eine Elternart ein stark formalisiertes Nickschwimmen hatte, die andere jedoch nicht, so zeigte der Mischling zwischen ihnen in allen Fällen nur Rudimente der Formalisierung, und häufig fiel das Ns auch als Folgebewegung des Kzh oder Afr weg. Merkwürdigerweise war dasselbe der Fall, wenn die beiden Elternarten ein in „verschiedene Richtung“ hin formalisiertes Ns hatten, wie z. B. *platyrhynchos*/*flavirostris*-Hybriden.

¹³⁾ Die 4 untersuchten Mischlinge stammten von mindestens 6 verschiedenen Elterntieren, so daß ausgeschlossen ist, daß sie die aufgefundenen Grf-Kzh-Koppelung vielleicht nur über ein untypisch balzendes Elterntier erbten.

3. Diskussion der Ergebnisse zum Fehlen von Verhaltensweisen

Aus den dargelegten Tatsachen geht klar hervor, daß verschiedene Schwimmtentenarten über mehr Bewegungskoordinationen des Gesellschaftsspiels verfügen als sie in der normalen Balz zeigen. Wenn man die in der Ontogenese gefundenen Bewegungen ebenso wie die sich aus den Mischlingsuntersuchungen ergebenden und an abnorm balzenden Vertretern einer Art beobachteten zu den in Tab. 10 aufgeführten offen gezeigten Koordination zählt, vermindern sich die Fehlstellen von 27 auf 15 bei 13 Arten (die Gruppe der Blauflügelgruppen klammere ich bei diesen Berechnungen aus, da sie allem Anschein nach keine Koordination latent besitzen). Die Verminderung der Fehlstellen auf fast die Hälfte ist erstaunlich, wenn man bedenkt, daß eine Vielzahl von möglichen Mischlingstypen noch nicht untersucht werden konnte und von 7 der 13 Arten bisher keinerlei ontogenetische Untersuchungen vorliegen. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch die meisten der bisher nicht aufgefundenen Koordination der untersuchten Arten latent vorhanden sind.

Tab. 16

Art	Art der Untersuchung *	Grf	Kzh	Abf	Afr	zu- sammen
<i>acuta</i>	J, 6 M	X	X	M	J	4
<i>bahamensis</i> **	J, 5 M	-	A ***	X	J **	3
<i>capensis</i>	- , 3 M	-	X	-	(x)	2
<i>castanea</i>	- , 6 M	X	X	X	X	4
<i>crecca</i>	- , 2 M	X	X	X	(x)	4
<i>erythrorhyncha</i>	- , 1 M	-	-	-	-	0
<i>falcata</i>	- , 2 M	X	X	M	-	3
<i>flavirostris</i>	J, 6 M	X	X	M	X	4
<i>penelope</i>	- , 2 M	-	-	-	-	0
<i>platyrhynchos</i>	J, 6 M	X	X	X	J	4
<i>sibilatrix</i>	- , 3 M	-	-	M	-	1
<i>spinicauda</i>	J, 6 M	X	J	J	J	4
<i>strepera</i>	J, 6 M	X	X	X	J ?	3 (4 ?)
13		8	10	10	9 (10?)	36 (37?)

Zeichenerklärung: J — kommt in der Jugendbalz vor; M — durch das Auftauchen bei Mischlingen zwischen 2 bewegungsnegativen Arten als latente Koordination nahegelegt; X — in der normalen Balz gezeigt; (x) — in Normalbalz an Sondersituation gebunden. * — J — Jugendbalz untersucht; (n) M — Anzahl der untersuchten Mischlingstypen mit der betreffenden Art. ** — LORENZ (mündlich) beobachtete an jungen *bahamensis*-♂♂ Afr am Land. *** — Bei abnorm balzendem Individuum gefunden

Dies bedeutet, daß die einschneidenden Unterschiede der Balz der einzelnen Arten nicht durch das Fehlen der Koordinationen selbst bedingt sind. Die bewegungsnegativen Arten kommen also normalerweise nie in Situationen, in denen erwiesenermaßen vorhandene Verhaltensweisen ausgelöst werden könnten.

Von Insekten kennt man ähnliche Fälle: So konnten HUBER *et al.* (1960) bei *Gryllus campestris* sowohl durch geeignete Reizgebung von außen (Luftströme um den Kopf, Entfernung der Unterlagen von den Tarsen) als auch direkt durch Hirnreizung die volle Flugkoordination auslösen, die von den Tieren im Normalfall sehr selten ausgeführt wird.

Die genetischen Veränderungen, die dazu geführt haben, können in zwei Richtungen vor sich gegangen sein, um einen solchen Effekt zu erreichen: Entweder ist die Bewegung durch die ihr sonst zugeordnete Stimmung

nicht mehr auslösbar, oder das Tier kommt normalerweise nicht mehr in diese Stimmung. Unter diese zweite Möglichkeit fallen natürlich auch artspezifische Unterschiede der Reizbewertung. Durch Beobachtung geprägter, auf artfremde Tiere balzender Individuen konnte mindestens in den meisten Fällen sichergestellt werden, daß die Fehlstellen nicht auf dem Verlust bestimmter zur Auslösung nötiger Reize von seiten des arteigenen Partners beruhen.

Zwischen diesen beiden Möglichkeiten („Stimmungsverlust“ oder „Entkoppelung“ der Verbindung Stimmung-Koordination) kann bisher noch nicht entschieden werden.

Die einfachste Veränderung, die an Bewegungsweisen vor sich gehen kann, die sich ihrer geforderten auslösenden Situation nach so nahe stehen, ist eine Verschiebung der relativen Auslösbarkeit gegeneinander oder ge-

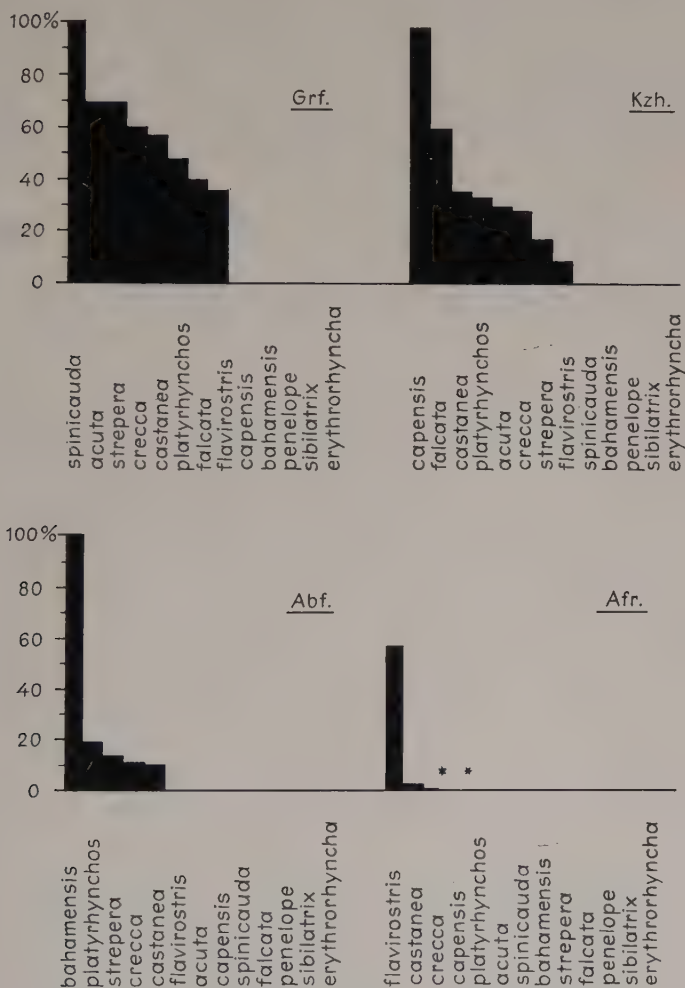


Abb. 18: Die verschiedenen relativen Häufigkeiten der 4 Balzbewegungen bei 13 Schwimmtenarten in %

100% = Die betreffende Art zeigt nur diese Bewegung in der Balz

0% = Bewegung kommt in der Balz nicht vor

* = Die Bewegung ist an Sondersituationen gebunden und tritt nur selten in Erscheinung

gebenenfalls zugunsten einer völlig anderen. Wenn wir uns z. B. vorstellen, daß eine von 4 Verhaltensweisen ihre Schwelle so nach unten verschiebt, daß sie schon bei sehr geringer Balzintensität auslösbar wird, ohne dabei die Fähigkeit einzubüßen, abreagierend zu wirken, so ändert diese Verschiebung sicher die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der drei anderen beträchtlich, unter Umständen bis auf Null.

In Abb. 18 sind die relativen Häufigkeiten der einzelnen Verhaltensweisen in der Balz der 13 Arten aufgetragen, die auf solche einfachen Schwellenunterschiede zurückgehen könnten.

Es gibt natürlich viele andere Veränderungen, die zur Verschiebung der relativen Häufigkeiten führen würden (s. auch S. 500). Ich kann hier aber auf die S. 502 besprochenen Auslösungsunterschiede zwischen Grf und Kzh hinweisen, die keinerlei Motivationsunterschiede qualitativer Art sondern nur einfache Schwellenunterschiede ergeben haben¹⁴). Ebenso sind Koppelungsgruppen ein Hinweis auf ähnliche Auslösebedingungen der Einzelbewegungen (mindestens innerhalb eines Bereichs, der zu der Koppelung führt). Daher glaube ich, daß man ruhig versuchen sollte, alle in der Balz der untersuchten Arten aufgefundenen Unterschiede so lange als einfache Schwellenunterschiede zu beschreiben, bis eine andere Möglichkeit wahrscheinlicher gemacht werden kann.

Die spezifischen Änderungen des genetischen Materials, die bewirkten, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Bewegung auf Null sank, können natürlich bei den einzelnen Arten verschieden sein. Daher wundert es nicht, daß Mischlinge zwischen zwei bewegungsnegativen Arten manchmal die Bewegungen wieder ausführen. Im folgenden Schema sollen solche Vorgänge an einem Beispiel erläutert werden:

Tab. 17

"Art"	Situation	"neue Reaktion" der Elternart	"alte Reaktion" der übrigen Anas - Arten	Mischl. - bewegung
<i>acuta</i>	mehrere aktive ♂♂ bei starker Rivalität	Kinnheben Balzruf	Abf	
<i>acuta</i> / <i>flavirostris</i>	II			Kinnheben r Balzruf Grüßen * r <u>Abf</u>
<i>flavirostris</i>	II	Grüßen *	Abf	

Zeichenerklärung: r — reduziert, * — Hier ist das von *flavirostris* neuentwickelte Grüßen mit vorgestrecktem Hals und Kecker-Lauten gemeint. Der Art fehlt das Kinnheben

Eine solche Erklärung ist recht plausibel. Sie ergibt „von selbst“ das Auftauchen von latenten Bewegungsweisen beim Mischling. Die nur von einem Elternteil ererbte Schwellenniedrigung für die „neue Reaktion“ der Art, die gleichzeitig die „alte Verhaltensweise“ der übrigen Verwandten unwahrscheinlich machte, ist — ebenso wie die vom anderen Elternteil ererbte andere — zu schwach, um die latent vorhandene „alte Reaktion“ zu unterdrücken.

¹⁴) Motivationsunterschiede der Bewegungsweisen wären z. B. an einer überzufällig erhöhten Wahrscheinlichkeit kenntlich, mit der Bewegung A auf sich selbst folgt.

4. Sogenannte „Neukombinationen“

Die Annahme einfacher Schwellenunterschiede zwischen den Bewegungen und die Auslösung der auf dieser Grundlage jeweils wahrscheinlichsten Verhaltensweise läßt außerdem zu, daß manchmal zwei Koordinationen gleichzeitig „angesprochen“ werden. Aus den Arbeiten von VON HOLST (1960) kennen wir verschiedene Möglichkeiten des Zusammenwirkens von zwei gleichzeitig angeregten Verhaltensweisen.

Nun kann man an bestimmten Entenmischlingen sehr selten Verhaltensweisen beobachten, die aus Anteilen nichthomologer Bewegungen gemischt sind; solche „gemischten“ Balzbewegungen wurden von LORENZ (1960) und VON DE WALL beschrieben und als „Neukombinationen“ interpretiert, in denen einzelne Merkmalsteile zu neuen Koordinationen verschmelzen: die Tiere beginnen mit dem Schnabelschütteln im Wasser, bäumen sich manchmal sogar schon halb auf und setzen diesen Grf-Anfang dann mit dem Hochkippen des Hinterkörpers fort, d. h. mit einem Teil des Abf. Diese Erscheinung wurde an folgenden Hybriden beobachtet: *bahamensis/flavirostris*, *bahamensis/spinicauda*-F₂ und Abkömmlingen der Doppelkreuzung *bahamensis/castanea* × *castanea/acuta*. Dieselben Mischlinge zeigten jedoch in mehr als 95% der Fälle auch den normalen Grf und normales Abf.

Eine „Mischkoordination“ aus nichthomologen Verhaltensweisen widerspricht jedoch der auf S. 519 gefundenen Regel, daß Entenmischlinge nur homologe Verhaltensweisen zu einer Mischbewegung verschmelzen. Charakteristisch für die Komplexbewegungen ist ja gerade ihre Stabilität, die allein berechtigt, solche Verhaltensweisen als Merkmale zu benutzen.

Die nächstliegende Erklärung für nichthomologe Mischbewegungen ist die Annahme, daß die Auslösung beider Verhaltensweisen sehr ähnlich ist. Wenn die Möglichkeit besteht, sie gleichzeitig ablaufen zu lassen, dann überlagern sie sich, sonst wird eine von ihnen „unterdrückt“. Für ein solches zufällig gleichzeitiges Ablaufen von zwei Bewegungen spricht, daß die Mischlinge beide Koordinationen im Normalfall vollständig ausführen und daß die Mischbewegungen in ihren Anteilen schwanken, d. h. es kamen verschieden starke Anteile von Grf und Abf durch. Der *bahamensis*-Anteil aller Mischlinge bestätigt diese Deutung. *Bahamensis* ist die einzige Art, in der die Wahrscheinlichkeit für Abf 100% beträgt, dagegen beträgt bei den anderen Elternarten der erwähnten Mischlinge die Grf-Wahrscheinlichkeit 50%—100%. Im Gegensatz zu den hieraus resultierenden „gemischten“ Bewegungen (gleichartige Auslösbarkeit) zeigen die sonst besprochenen echten Mischbewegungen (homologe Koordinationen) einen Formzerfall in die artspezifischen Bewegungstypen nicht einmal dann, wenn der Situation nach nur eine der in sie eingehenden Formen hätte ausgelöst werden dürfen (s. S. 519). Die Mischlinge scheinen also eine „intermediäre Koordinationsstelle“ ausgebildet zu haben.

Hier soll kurz auf einen von vergleichenden Verhaltensforschern häufiger gemachten Fehler eingegangen werden, auf den auch WICKLER (1967) aufmerksam machte: Ohne weitere Prüfung wird die Bildung einer Zwischenform zwischen zwei artspezifischen Bewegungen beim Mischling als Zeichen für die Homologie beider gewertet (JOHNSGARD 1965; VON DE WALL 1961).

Dieser Fehler entsteht aus der Suggestionskraft verbindender Formen. Wenn die beiden artspezifischen Verhaltensweisen ähnliche Auslösebedingungen besitzen, so muß man aber sogar erwarten, daß Mischformen gebildet werden, falls sie miteinander verträglich, also kombinierbar sind. Der Beweis für eine „intermediäre Koordinationsstelle“ kann nur dann angetreten werden, wenn mindestens eine der beiden Bewegungen auch unter Auslösebedingungen vorkommt, die auf die andere keinen Einfluß haben.

Natürlich ist auch eine solche „intermediäre Koordinationsstelle“ kein Beweis für Homologie und ihr Fehlen kein Gegenbeweis. Bei Entenmischlingen ist mir jedoch kein Fall bekannt, in dem zwei anderweitig als homolog bewiesene komplexe Verhaltensweisen auch bei stark divergierenden Auslösebedingungen im Mischling nicht zu einer einheitlichen, untrennbaren Bewegung verschmolzen wären. Ebenso wenig habe ich je eine konstant bleibende Mischbewegung aus sicher nicht-homologen Verhaltensweisen beobachtet. Das letztere ist darauf zurückzuführen, daß die Auslösebedingungen von zwei Bewegungen wohl nie völlig übereinstimmen. Ein gutes Beispiel ist ein von uns beobachteter Mischling zwischen *Aix sponsa* und *Bucephala clangula*: In einer vergleichbaren Situation (leichte Erregung durch Fluchtreize in Balzstimmung) „warnen“ beide Arten; *Aix sponsa* führt ein Schnabelschütteln mit nachfolgendem Balzruf-Schnabelschütteln aus, während *B. clangula* den Kopf weit bis auf das Bürzelgefieder zurücklegt, wobei ein Knarrton geäußert wird. Der Mischling zeigt in dieser speziellen Situation ein kurzes Kopfbückeln, währenddessen er Schnabelschütteln und den Balzruf ausführt. Jedoch kommen immer wieder die reinen Bewegungen der Elternarten, natürlich in der Form reduziert vor, und in der Mischbewegung überwiegt mal der eine, mal der andere Teil. Eine solche „Übergangsreihe“ wirkt auf den Beobachter natürlich besonders suggestiv, wenn die Verhaltensweisen auch noch ähnlich sind. Es ist aber eindeutig, daß dies nichts über Homologie der Merkmale, viel dagegen über die Ähnlichkeit der sie auslösenden Situation aussagt.

Falls aber wirklich eine „intermediäre Koordinationsstelle“ beim Mischling aufgefunden wurde, so kann dies nach den oben beschriebenen Erfahrungstatsachen wohl als Hinweis auf Homologie gewertet werden. Ich halte daher die Ansicht W. VON DE WALLS (1961) für richtig, die einzige Bewegung der Bahamaente mit dem Abf der übrigen Arten zu homologisieren, da diese Koordination bei allen bisher untersuchten Mischlingen fest mit der Abf-Bewegung verschmilzt.

C. Aussagen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anatini

1. Alle untersuchten Arten — bis auf die Blauflügelenten — stammen sicher von einer Schwimmentenform ab, die Grf, Kzh, Abf und Afr in der Balz zeigte. Diese Art besaß mit ziemlicher Sicherheit entweder die Kopplungsgruppe Grf-Kzh selbst, oder Auslösungscharakteristika beider Bewegungen, die eine Herausbildung von starren Sequenzen zwischen ihnen erleichterte. Die einzelnen Arten haben sich z. T. weit von dieser Grundform entfernt, indem sie im Extrem alle 4 Balzbewegungen verloren haben. Diese Entwicklung zu einer Vereinfachung des Gesellschaftsspiels verlief aber bisher ohne völligen Abbau der Bewegungskoordinationen, von denen man einen Großteil noch nachweisen kann; das bedeutet, daß die Verhaltensweisen nicht durch allmähliche „Demontage“ der Koordinationen zum Verschwinden gebracht wurden, sondern durch wahrscheinlich viel schneller wirksam werdende Veränderungen der Auslösbarkeit; die Koordinationen konnten dabei latent erhalten bleiben; dies spricht aber auch dafür, daß die Veränderungen nicht sehr alt sind.

2. Die Blauflügelenten, die in der Literatur (s. JOHNSGARD 1965) meist zwischen *Versicolor*-artige und Spießentenartige gestellt werden, verhalten sich anders; an ihnen konnten die Erbkoordinationen bisher nicht nachgewiesen werden.

Zur verwandtschaftlichen Einordnung dieser Vögel muß man also andere im Tribus Anatini variierende Merkmale heranziehen. Diese Merkmale sind: Form der Knochentrommel (eine verknöcherte Erweiterung der Trachea dort, wo sie sich gabelt, die nur die Erpel besitzen), der Aufbau des Flügelspiegels, eines bei den Schwimmenten meist glänzenden „Abzeichens“ an den Flügeln, das Hetzen der ♀♀, das auch ein recht starres Merkmal innerhalb der Anatini ist, und der Grußlaut der Küken (das Muster der Rufe, nicht die Tonfrequenz); das letzte Merkmal ist vom ersten natürlich unabhängig, da die Küken noch keine ausgebildete Knochentrommel besitzen und da diese nur auf Tonhöhe und -farbe Einfluß nimmt, nicht dagegen auf die Silbenfolge.

Gleichzeitig soll versucht werden, auch einige andere Schwimmenten, deren Stellung unklar ist (*Lophonetta*, *Anas specularis*), mit einzubeziehen:

A. Form der Knochentrommel

(1) Stark asymmetrisch, glatt: *Lophonetta*, *A. specularis*, die ganze Pfeifentengruppe (*strepera*, *falcata*, *penelope*, *sibilatrix*), ebenso auch die schwimmentenähnlichen Cairinini der Gattungen *Aix*, *Chenonetta* und *C. bartlaubi*.

(2) Mit schwacher Andeutung einer Spitze, sonst wie vor: *castanea*, *crecca*, *flavistrostris*, *capensis*, *platyrhynchos*.

(3) Mit starker vorderer Spitzenbildung, sonst wie vor: die ganze Spießentengruppe und *waiguensis*.

(4) Wenig asymmetrisch, länglich bis rund, Tracheaerweiterung weiter oben häufig: alle Blauflügelenten.

B. Flügelspiegel

(1) Weiß und/oder schwarz, bei südlichen Vertretern häufig braun eingefärbte schmale Glanzstelle, bei ♀♀ manchmal nicht glänzend: Alle Spießenten, Stockenten, *flavistrostris*, *capensis*, *castanea*, die ganze Pfeifentengruppe (bei *strepera* überdeckt, nur beim ♀ sichtbar), *Versicolor*-artige.

(2) Ähnlich wie die vorigen, mit Tendenz zur Auflösung der distalen Einfassung: *crecca*, (*castanea* andeutungsweise), alle (?) Blauflügelenten.

(3) Größere Glanzflächen ausgebildet, keine Spiegelbegrenzung proximal: *Lophonetta*, *A. specularis*, außerdem ähnlich *Aix* und viele Tadornini.

C. Heizform der ♀♀

(1) Wenig formalisiertes Drohen-Kinnheben: Blauflügelenten, Pfeifentengruppe, Tauchenten (Kinnheben = Auffliegeintentionsbewegung), *Marmaronetta* (Kinnheben = Nickbewegung), *Somateria*.

(2) Reine Drohbewegung vom angebalzten Erpel weg, z. T. abwechselnd mit auf ihn gerichteter Nickbewegung: *Aix*, viele Mergini.

(3) Ritualisiertes „Über-die-Schulter-Drohen“: Alle Stockenten, Spießenten, Krickenten, *capensis*, *castanea* (mit Drohen-Kinnheben dazwischen).

(4) Ritualisiertes „Zum-Partner-hinauf-Quarren“ aus der Drohbewegung: *Lophonetta*, *A. specularis*, alle (?) Tadornini.

D. Grußlaut der Küken

(1) Schnelles Trillern (3- bis mehr-silbig): *castanea*, alle Krickenten, alle Pfeifentenartigen, *Lophonetta*, *A. specularis*, Cairinini, Tadornini, Mergini.

(2) 2- bis 3silbige langsamere Silbenfolgen: viele Blauflügelenten, alle Stockenten, Spießenten, Tauchenten, wobei die Größe der Art Einfluß auf die Musterfrequenz hat. Bei absolutem Wohlbefinden verschmelzen auch bei ihnen die Grußlaute häufig zu einem verschwommenen Trillern.

Ergebnisse

(Ich möchte im folgenden den Ausdruck *Castanea*-artige für Stock-, Spieß-, Krick- und Pfeifentenartige sowie *capensis* und *castanea* einführen, da die Kastanienente in der Balz den ursprünglichen Typ mit allen 4 Balzbewegungen und der Grf-Kzh-Ns-Koppelungsgruppe darstellt, d. h. einen Typ, der der Ausgangsart aller genannten Gruppen in der Balzform am nächsten kommt.)

Die Blauflügelenten zeigen mit diesen *Castanea*-artigen nur im Flügelspiegel größere Übereinstimmungen. Die Form der Knochentrommel, die unter den schwimmentenähnlichsten Cairininen, *Lophonetta*, *A. specularis* und den *Castanea*-artigen kaum wesentliche Unterschiede aufweist, also recht starr scheint, ist bei ihnen stark abgewandelt. Das Hetzen der ♀♀, ein ebenfalls starres Merkmal (bis auf die Pfeifentengruppe weisen alle *Castanea*-artigen dieselbe Ritualisationsform auf), ist bei den Blauflügelenten primitiv. Der Grußlaut der Küken variiert zu stark, um ihn für die Systematik einzusetzen.

Nun weiß man von der allgemeinen Anatomie der Anatinen (WOOLFENDEN 1961) und einigen biochemischen Daten (Leberesterasenvergleich von ALI HAGGAG 1966), daß die Mitglieder der Blauflügelgruppe echte Schwimmenten sind und den *Castanea*-artigen sehr nahe stehen. Ich halte es aber für

verfehlt, sie in die Nähe der Spießenten zu stellen, die eine Spezialentwicklung der *Castanea*-artigen darstellen.

Weiter zeigt der Merkmalsvergleich, daß die Kastanienente selbst verbindend zwischen den pfeifentenartigen und den anderen steht. Besonders deutlich wird dies am Hetzen der ♀♀: die Kastanienente zeigt sowohl das undifferenzierte Drohen mit nachfolgendem starkem Kinnheben zum Erpel hinauf wie auch das Hetzen über die Schulter ohne besondere Kinnhebewegung, in dem der Grußlaut zu einem Knurren, oder bei langsamen Arten wie der Stockente, zu einem Meckern wird.

Die nächsten Verwandten von *Castanea* sind die Krickenten und *capensis*. Alle 4 haben das ritualisierte Hetzen und stimmen in den Kükenlauten, der Knochentrommelform und der Art der Halsbewegung beim Balzruf überein, so daß sie in eine Untergruppe zusammengefaßt werden sollten. Diese Untergruppe zeigt außerdem Afr in der Balz, was kein anderes Mitglied der Anatini sonst mehr tut.

D. Homologisierung von Komplexbewegungen

Wenn man nun nach den verwandtschaftlichen Zusammenhängen dieser typischen Schwimmenten mit den anderen Entenstämmen sucht, stößt man auf Formen wie *Lophonetta* und die sehr schwimmentenähnlichen Cairininen-Gattungen *Aix* und *Chenonetta*. Alle drei weisen komplexe Balzbewegungen auf, die verschiedentlich mit denen der *Castanea*-Gruppe homologisiert wurden (der *Lophonetta*-, Grf“ z. B. von VON DE WALL 1963 und JOHNSGARD 1965). Auf solche Homologisierungsversuche soll im folgenden kurz eingegangen werden:

Im allgemeinen glaubt man, daß angeborene soziale Signale schon auf Grund geringerer Formübereinstimmung als homolog betrachtet werden können, als Bewegungen, die, wie z. B. Fressen oder Sich-Putzen, in ihrer Form an eine ganz bestimmte Funktion angepaßt sein müssen und daher für konvergente Entwicklung prädestiniert erscheinen. Es wird angenommen, daß a) Verhaltensweisen mehr oder weniger zufällig Signalbedeutung erlangen, wenn Sender- und Empfängersystem sich in gleichem Sinne entwickeln. Die Homologisierungsmöglichkeiten müßten b) überdies mit anwachsender Komplexität des Merkmals steigen, da erstens mehr Vergleichspunkte geboten werden und zweitens eine konvergente Ausbildung unwahrscheinlicher wird (s. dazu LORENZ 1951 und WICKLER 1961, 1965). Sicher ist dies richtig.

Aber bei der Beschreibung von Bewegungsformen und Sequenzbildungen der Schwimmentenbalz wurde schon deutlich, daß man auf entscheidende Schwierigkeiten trifft, sobald die unter a) und b) geforderten Voraussetzungen nicht oder nur bedingt gegeben sind: komplexe Signalbewegungen sind von ihrem Material her nicht zufällig, da sie eine gewisse freie Verfügbarkeit der zu ihrem Aufbau nötigen Teilelemente in der jeweiligen Situation erfordern. Sie sind aber auch in ihrer Ausprägungsform einem unter Umständen ebenso formeinschränkenden „Funktionsdruck“ auf Auffälligkeit ausgesetzt wie Freßbewegungen dem auf möglichst effektreiche Nahrungsaufnahme. Beide Einschränkungen setzen die Wahrscheinlichkeit für homoiologe, also analoge Verhaltensweisen mit Signalfunktionen herauf.

Zu a): Die Teilelemente der 4 untersuchten Balzbewegungen (Schnabelschütteln, Streckeschütteln, Anschauen der Ente, Balzruf, Haltung-Annehmen, Kinnheben u. a.) kommen bei fast allen Entenstämmen in Balzsituationen

also allochthon vor. Dies muß ihre bevorzugte Verwendung in starren auffälligen Bewegungssequenzen und letzten Endes auch in integrierten komplexen Bewegungen zur Folge haben. Vom Material her — den Teilelementen — sind solche Bewegungen wahrscheinlich nicht zufällig und damit anfällig für konvergente Entwicklung in verschiedenen Gruppen. So zeigen Vertreter der Gattung *Aix* und *Chenonetta* in der Balz Grf-ähnliche Komplexbewegungen, die aus dem Streckschütteln abgeleitet sind. Den Höhepunkt erreicht diese Entwicklung unter den Cairininen beim Mandarinenerpel (*Aix galericulata*): er führt ein Streckschütteln mit Schnabel-Wasser-Berührung aus und danach ein Schnabelschütteln im Wasser mit halbem Streckschütteln. Diese Bewegung nannte LORENZ „Doppelgrunzpiff“, ohne sie jedoch mit dem Grf zu homologisieren.

Wie schon der Name sagt, ist er dem Grf der Anatini sehr ähnlich. Die Bogenform des Erpels über dem Wasser kommt hier allerdings nicht nur durch das Verschmelzen zweier Teilelemente (Schnabelschütteln, Streckschütteln) zustande, sondern ist schon im Streckschütteln (Ss) der Art selbst enthalten. Während des Ss wird das Hals- und Kopfschütteln teilweise nach unten zur Wasseroberfläche gerichtet, während das Körperschütteln weiterhin schräg nach oben gerichtet bleibt. (Ähnliche Ss-Koordinationen zeigen Krick-, Kastanien- und Pfeifentartige. Bei ihnen ist allerdings der Winkel zwischen beiden Körperregionen nicht so stark wie bei der Mandarinente. Das Hals- und Kopfschütteln wird parallel zur Wasseroberfläche ausgeführt (Abb. 1, 2).

Eine andere Möglichkeit, allein durch die Ss-Bewegung zu Grf-ähnlichen Formen zu kommen, liegt in einer zeitlichen Verlagerung eines Teiles des Kopf- und Halsschüttelns vor das Körperschütteln, wie es etwa *Marmaronetta angustirostris* und — etwas variabler — auch Tadorna zeigt. Auch hier muß nur noch eine kleine Veränderung der Dauer beider Teile vor sich gehen, um eine Bogenform zu erreichen.

Ein Extrem an Formgleichheit mit dem Schwimmenten-Grf stellt der immer mit ihm homologisierte „Grf“ von *Lophonetta* dar. Hierbei wird ein Schnabelschütteln im Wasser in Richtung auf das Balzobjekt und Ss von der für *Aix* beschriebenen Form (das die Bogenform hervorbringt) zu einer sehr schnell aufeinanderfolgenden starren Sequenz verbunden.

Alle bisher beschriebenen Formalisationsprodukte des Ss darf man unter keinen Umständen ohne weiteres mit dem Grf homologisieren, solange über die verwandtschaftliche Stellung der Arten keine gesicherten Ergebnisse vorliegen.

JOHNSGARD (1965) hat zwar *Lophonetta* zwischen Stock- und Spießentenverwandte eingeordnet, doch ist dies nicht nur von Anatomie (unspezialisierte Knochentrommelform, Flügel-spiegel ohne proximale Einfassung wie *A. specularis* und Tadornini) und Ethologie her (die Art kombiniert Verhaltensmerkmale der Tadornini, wie das tadornenhafte Hetzen der ♀♀, Tendieren mit dem Schnabel auf das ♀ unter Außern eines Zischlauts u. a. mit solchen von Cairinini — Nicken im Übergang zum Pumpen als Kopulationsvorspiel, Anschauen der Ente mit Balzpiff als Nachspiel —) völlig abwegig; es widerspricht auch der Logik, zwei sehr ähnliche Artengruppen durch eine dritte zu verbinden, die beiden ferner steht.

Ganz genauso steht es natürlich mit der Homologisierbarkeit der Kzh-ähnlichen Formen von *Aix* und *Lophonetta* (als Kopulationsnachspiel und in der Balz).

Im übrigen steht die sonst den Schwimmenten vom *Castanea*-Typ so stark ähnelnde Balz von *Lophonetta* in zwei Punkten ganz isoliert: Akustische Signale spielen eine sehr viel größere Rolle (sie sind allerdings auf weite Entfernung hin unauffällig) und werden nicht nur während der Ausführung komplexer Balzbewegungen geäußert, sondern auch während der mit typischer Intensität und typischer Frequenz ausgeführten formalisierten Schnabelschüttelbewegungen vor jedem „Grf“ und „Kzh“. Außerdem schwimmt der Erpel häufig rückwärts neben der Ente her.

Bei diesen Entenarten können also auch komplexe Bewegungen nur dann homologisiert werden, wenn die nahe Verwandtschaft mit mehreren das Merkmal aufweisenden Arten gesichert ist. Nur dann wird nämlich unwahrscheinlich, daß der gemeinsame Vorfahr gerade das in Frage stehende Merkmal nicht aufwies, so daß es alle hätten „neu erfinden“ müssen. Dies bedeutet, daß bei komplexen Verhaltensstrukturen, deren Teilelemente weit verbreitet sind, die Verwandtschaft über die Homologie entscheidet und nicht umgekehrt. Für den umgekehrten Fall wurde die Methode aber entwickelt

Auch in solchen Fällen bleibt aber die Homologisierbarkeit (durch Feststellen der Verwandtschaft der Merkmalsträger) wesentliche Voraussetzung für die Erforschung der Entwicklung komplexer Verhaltensweisen, also zur Untersuchung der Evolution von Erbkoordinationen.

Zu b): Jedoch muß man auch auf diesem Gebiet die Schwierigkeiten eingestehen, die durch die oben erwähnte Signalfunktion mit ihrem Selektionsdruck auf Auffälligkeit für die Untersuchung entstehen:

Da anscheinend zwischen mehr oder weniger starren Sequenzen und der zeitlichen Zusammenfassung ihrer Bestandteile zu einem synchronisierten Ganzen — der Komplexbewegung — alle Übergänge möglich sind, kann man solche Formen nicht mit gutem Gewissen zwei verschiedenen Integrationsstypen zuordnen. Dies möge am Beispiel des Kzh verdeutlicht werden:

Bestimmte Schwimmenten zeigen alle Teilelemente gleichzeitig, wie z. B. *platyrhynchos*, andere verschieben sie gegeneinander so, daß eine absolut starre Sequenz daraus wird (z. B. *castanea*). Nun könnte man ganz unabhängig von der Synchronisation der Teilelemente die Starrheit des Bewegungsablaufs zum kritischen Merkmal der höheren Integrationsstufe machen, da wir hiermit bloße Koppelungen vom starr hintereinander ablaufenden *castanea*-Kzh z. B. unterscheiden könnten. Man würde also danach differenzieren, ob die Teilelemente immer in gleicher relativer Stärke zueinander auftreten oder ob einzelne Komponenten relativ zu den anderen verstärkt oder geschwächt werden können. Im ersten Fall wird die gesamte Koordination stärker oder schwächer, im zweiten hätte die Reizstärke auf die Koordinierung der Teile Einfluß, was im Extremfall zu einer Auflösung der Gesamtbewegung führt. Aber auch diese Unterscheidung stößt nicht nur bei der Untersuchung einfachster Koordinationen von Muskelkontraktionen auf logische Schwierigkeiten, sondern auch beim Vergleich von Komplexbewegungen, da dann einige sicher homologe Verhaltensweisen von großer Ähnlichkeit zwei verschiedenen Typen zuzurechnen wären:

Es liegen bisher nur zwei Fälle vor, in denen das Kzh nachweisbar keine typische Intensität hat, also zur Untersuchung dieses Aspekts brauchbar ist: bei *flavirostris* und Jungerpeln von *platyrhynchos*¹⁵). Die jungen Stockerpel führen alle Teile dieser Bewegung in ungefähr gleicher Stärke zueinander aus, d. h. wenn ein schwaches Kzh vorliegt, wird weder der Kopf noch Flügel und Schwanz so extrem hochgerissen wie sonst und auch das nachfolgende Ns (Nickschwimmen) fällt schwächer aus. Das Ns erweist sich also als ebenso integrierender Bestandteil des Kzh wie alle übrigen Komponenten, da es zwar nicht synchron abläuft, aber nie wegfällt, wie schwach auch immer die Ausprägungsform der Bewegung war.

Demgegenüber unterscheiden sich die verschiedenen Formen des *flavirostris*-Kzh von der vollen Bewegung dadurch, daß ihnen der Balzruf fehlt. Man würde sie also lieber nicht der Kzh-Koordination zurechnen sondern unter „Haltung-Annehmen“ mit „Anschauen der Ente“ (VON DE WALL 1962) fassen, wenn sie nicht unangenehmerweise an derselben Stelle der Sequenz, nämlich 1,2 sec nach Beginn des Grf auftauchen würden, wie das „echte“ Kzh und von derselben Bewegung — dem Nickschwimmen — gefolgt wären. (An diesem Beispiel wird eine weitere wesentliche Funktion der typischen Intensität deutlich: sie könnte verhindern, daß lose koordinierte Sequenzen in ihre Bestandteile zerfallen).

Es scheint also ziemlich sinnlos, die Bewegungssequenzen und Komplexbewegungen der Schwimmenten nach ihrem äußeren Erscheinungsbild in verschiedene Typen einzuordnen und dies als weiteres Merkmal zu benutzen, solange über die neurophysiologischen Grundlagen von „Formstarrheit“, Sequenzbildung und Synchronisation nichts bekannt ist. (Sicher sind dagegen manche Koordinationsformen im Hinblick auf ihren Signalwert vor anderen ausgezeichnet und daher häufiger zu erwarten.)

¹⁵) Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß das Fehlen der typischen Intensität bei beiden vom Mechanismus her vergleichbar sei.

Diese Tatsachen mußten erläutert werden, damit im weiteren Verlauf der Darstellungen zum Punkt b) nicht der Verdacht aufkommt, als würden verschiedene Typen von Erbkoordinationen unberechtigtweise in einen Topf geworfen.

Es war an Mischlingen und Vertretern reiner Arten schon aufgefallen, daß Koppelungsgruppen anscheinend leicht neu herzustellen oder aufzulösen sind. Wenn nun der Unterschied zwischen integrierten Komplexbewegungen und Koppelungsausbildungen nicht gar so groß sein sollte, müßte man vermuten, daß auch Balzbewegungen von ihrer Evolution her (sozusagen von ihrer „Herstellbarkeit“) nicht sehr schwierig sind und auch aus diesem Grund konvergente Bildungen wahrscheinlicher werden. Wenn unter dem Funktionsdruck der Wirkungssteigerung auf das Weibchen ein vorhandenes Signal z. B. mit denselben „erprobten“ Teilbewegungen auffälliger gemacht wird, wie eine andere nichthomologe Bewegung, wenn Teile, die unwichtiger sind, herausgelassen werden können, dann besteht die Möglichkeit, eine Verhaltensweise in eine andere zu überführen.

Durch Sequenzbildung mit Ns nähern z. B. *platyrhynchos*-♂♂ ihr Afr dem Kzh an. Dieselbe Erhöhung der Reizwirksamkeit aller Bewegungen durch eine bevorzugte Zusatzbewegung zeigt *flavirostris* mit Grf-AdE-Ns¹⁶⁾ und Afr-AdE-Ns; ebenso steht es mit dem Abf-AdE bei *strepera* und *bahamensis*. Interessanterweise bauen die verschiedenen Arten gerade die Bewegungen in Sequenzen ein, die in der Balzsituation häufig vorkommen, also leicht verfügbare Elemente darstellen, was die bevorzugte Entstehung von Komplexbewegungen aus ihnen (s. o. S. 529) wahrscheinlicher macht. So ist das AdE in der Balz von *strepera* isoliert oder kurz nach einer der 3 Komplexbewegungen sehr häufig, dabei werden 2 „Weintöne“ d. h. zwei vom Jammern des Kükens abgeleitete Rufe gegenüber der angebalzten Ente geäußert. *Bahamensis* und *flavirostris* führen häufig ein isoliertes beidäugiges Fixieren der Ente aus, wobei sie mehr oder weniger stark „Haltung-annehmen“ (VON DE WALL 1962). Alle Stockentenverwandten zeigen häufig isoliertes Ns in Balzsituationen — die europäische Stockente allerdings nur in der Jugendbalz.

Solche Formangleichungen finden ihren Höhepunkt dann, wenn Bewegungsteile, die bei einer bestimmten Art sekundär verschwunden sind, wie z. B. das Kinnheben von *bahamensis*, auch aus der Komplexbewegung verloren gehen und durch andere, bei der Art häufiger vorkommende — wie Balzruf, AdE o. a. — „ersetzt“ werden, wie es anscheinend beim *bahamensis*-Abf gewesen ist. Hier ist nun eine Verhaltensweise entstanden, die äußerlich das Kzh „simuliert“, in der also das Abf homoiolog (= analog) den Signalwert des Kzh übernimmt.

Selbst die Homologisierung von ähnlichen Balzbewegungen nah verwandter Arten stößt also auf Schwierigkeiten, weil ein einseitiger Funktionsdruck auf eine nicht zufällige Auswahl von möglichen Veränderungen trifft.

Doch scheinen die Umwandlungsprozesse an den Erbkoordinationen der Anatini bisher nur in besonderen Einzelfällen so weit gegangen zu sein, daß eine Homologisierung fraglich wird.

E. Mögliche Ursachen für eine Reduktion auffälliger Farb- und Verhaltensmerkmale

Allgemein nimmt man bisher an, die Gesellschaftsspielbewegungen und das auffällige Farbkleid der Enten-♂♂ nördlicher Arten dienten dem Zusammenführen artgleicher Partner, also der Verhinderung artfremder Paarung (LORENZ 1941; VON DE WALL 1963; JOHNSGARD 1960, 1961, 1965; u. a.). Begründet wird diese Ansicht damit, daß Prachtkleid und Gesellschaftsspiel der verschiedenen Arten besonders große Unterschiede aufweisen, beide Merkmale jedoch bei Inselformen, die isoliert ohne verwandte Arten leben (z. B. Kerguelenspießente, Laysanstockente), reduziert werden. Doch gibt es bisher keine beweiskräftigen Untersuchungen über die

¹⁶⁾ AdE = Anschauen der Ente; Ns = Nickschwimmen.

arttrennende Wirkung dieser Signale. Der Schluß, daß ihre Rückbildung beim Fehlen verwandter Arten ihren Sinn als Hybridisationsbarriere aufdecke, setzt stillschweigend voraus, daß die übrigen Selektionsbedingungen denen in Gebieten mit sympatrisch lebenden bunten Arten gleichzusetzen sind. SIBLEY beobachtete allerdings schon 1954 bei bestimmten Vogelarten einen Zusammenhang zwischen Nicht-Ehigkeit, Prachtkleid, mangelnder Brutfürsorge des ♂ und häufig in der Natur beobachteten Mischlingen. Seine Beispiele zeigen, daß unspezifische, d. h. nicht von besonderen Präferenzen der Art (= AAM) ausgehende Selektion seitens der ♀♀ zugunsten stimulierender Strukturen bei den ♂♂ häufig zu Hybridisierung führen kann. Diese Tatsache wird auch von DELACOUR (1964) angedeutet: ". . . As a result, females respond to males of other species because their elaborate colour presents a supra-normal stimulus. This idea is supported by the high incidence of intergeneric breeding involving brightly coloured Carolina Wood Duck (DILGER and JOHNSGARD 1959) and the interspecific breeding of King Eider with female Common Eiders without the reverse sex arrangement appearing (PETTINGILL 1959)". Unter keinen Umständen dürfen allgemein auffällige Signalbildungen ohne exaktes Experiment als Mechanismen zur Artkennzeichnung gewertet werden. Ein AAM ist im Normalfall nach der Seite „offen“, auf der die Schlüsselreize wirksamer und auffälliger werden können. (Ob man sinnvoll zwischen „überoptimalen“ Auslösern und der allgemeinen Unterstreichung eines Auslösers durch Hinzufügen qualitativ anderer Eigenschaften unterscheidet, bleibt abzuwarten.) Das heißt aber, daß solche Merkmale sogar gegen einen gewissen Antihybridisationsdruck von den ♀♀ gefördert werden können. Wenn die ♀♀ bei der Partnerwahl eine entscheidende Rolle spielen [und das ist bei allen bisher untersuchten Entenarten der Fall, da die ♀♀ während der Brutzeit stärker dezimiert werden als die ♂♂ (das durchschnittliche Zahlenverhältnis von ♂ : ♀ beträgt bei den Schwimmenten etwa 110 : 100)], ist nicht einzusehen, warum Inselpopulationen diese Merkmale aufgeben sollen.

Die Beziehung zwischen Fertilität und Prachtkleid ist bei den Enten noch nicht vollständig aufgeklärt. Nach den bisherigen Untersuchungen ist das Prachtkleid ein Zeichen für das Fehlen von sexueller Aktivität vor und während der Mauser: Nach der starken Aktivität der Brutzeit legen die ♂♂ in der ersten Mauser (Klein- und Großgefieder) das Schlichtkleid an. Die zweite Mauser (Kleingefieder) führt nach der inaktiven Sommerzeit ins Prachtkleid, das dann über die Zeit der frühen Paarbildung (Herbst), der Balz am Überwinterungsort und der Verpaarung am Brutplatz (Frühjahr) hin eine starke Signalwirkung auf die ♀♀ ausüben kann. Kastraten beiderlei Geschlechts mausern von Prachtkleid zu Prachtkleid.

Danach müßte man erwarten, daß Erpel mit langer sexueller Aktivitätszeit im Norden, deren ♀♀ und Junge ohnehin wegen klimatischer und futterbedingter Faktoren benachteiligt sind, in der zweiten Mauser noch einmal das Schlichtkleid anlegen und damit verringerte Verpaarungschancen gegenüber der prachtkleidtragenden Konkurrenz haben.

Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß solche Tiere in südlichen Gebieten ohne klimatische Gegenselektion weit bessere Chancen hätten, sich gegen den Druck auf „Buntheit“ durchzusetzen. Arten, die ihre Brutbereitschaft z. B. wegen unregelmäßiger Regenfälle das ganze Jahr hindurch bewahren müssen (wie *gibberifrons gracilis*, *superciliosa rogersi* u. a.) sollten — bei gleichem Kausalzusammenhang zwischen sexueller Aktivität und Prachtkleid wie im Norden — immer Schlichtkleid zeigen. Wirklich sind nur sehr wenige pracht-

kleidfarbige Entenarten in den Tropen zu Hause, und diese mausern nicht ins Schlichtkleid, so daß der Verdacht nicht abzuweisen ist, daß ihr Prachtkleid aus dem Schlichtkleid sekundär entstanden ist oder aus anderem Grund nicht mit sexueller Inaktivität zusammenhängt¹⁷⁾. Für einen Zusammenhang zwischen dem Fehlen von Prachtkleidern bei südlichen Arten mit ihrer Brutfähigkeit durch das ganze Jahr hindurch spricht, daß alle vom Norden her besiedelten Inselgebiete im Süden jetzt Arten aufweisen, deren Gefieder Ähnlichkeiten mit dem Schlichtkleid der Ausgangsart bewahrt hat (Kerguelenspießente, Hawai-Stockente, die ausgestorbene Coues Schnatterente), während Inselformen des Nordens (z. B. Grönland-Stockente, Aleüten-Krickente) das Prachtkleid behalten. Über die Dauer der Isolierung weiß man allerdings bei diesen Unterarten nichts. Die Entwicklungsrichtung auf Inseln stellt sich also so dar: Besiedler nördlicher Inseln tendieren zum Größerwerden und behalten das Prachtkleid bei, das mit einer sexuell inaktiven Phase kurz vor der Mauser einhergeht, während der wegen nachfolgender schlechter klimatischer Verhältnisse eine Brut schlecht möglich und gefährlich ist. Besiedler südlicher Inselgebiete tendieren zu geringerer Größe als die Ausgangsart und zu ständigem Schlichtkleid.

Überdies kann es auf Inseln und isolierten Festlandsgebieten zu zwei Extremen der Raubfeindgefährdung kommen, die ebenfalls zum Abbau der auffälligen Signalstrukturen führen:

(1) *Ein Freßfeind ist vorhanden*

a) Da die Art weniger Ausweichmöglichkeiten als auf größeren Festlandsgebieten hat, ist der Selektionsdruck, den der Räuber gegen auffällige Merkmale ausübt, hier ungleich höher. Die Art überlebt möglicherweise nur dann, wenn sie ganz unauffällig wird. Erpel mit für die eigenen ♀♀ möglichst starken, für Raubfeinde möglichst geringen Reizen sind im Vorteil. (Ganz allgemein kombinieren ja soziale AAMs, die unter Raubfeinddruck und/oder als Mittel zur Reduzierung von Hybridisation mit anderen Arten entstanden sind, geringste Reizwirkung auf fremde Arten — Räuber und sympatrisch lebende Verwandte — mit höchster Reizwirkung auf die eigene Art.) Man sollte also an diesen gefährdeten Arten bei aller Unauffälligkeit nurmehr Minimalsignale, — wenn möglich, gerade die zur Arterkennung wichtigen — finden. Die ♀♀ werden jedoch auch unter diesen Bedingungen die ♂♂ auswählen, deren Schlüsselreiz am auffälligsten ist. Das kann für die Art gefährlich sein, da es immer die für Räuber auffälligsten Partner herauszuchtet. Dann wäre jeder Mechanismus von Vorteil, der das Ansprechen auf zusätzliche auffällige Merkmale unterbindet. Ein solcher Mechanismus ist etwa die Prägung; ihr Hauptkennzeichen ist die Fixierung einer Reaktion auf einen engen Reizbereich, außerhalb dessen ein Merkmal nicht mehr als Reiz gewertet wird. Die größte Reizwirkung hat dann nicht mehr das auffälligste, sondern das dem Vorbild ähnlichste Merkmal. Die Prägung dient also nicht nur dazu, die eigene Art genau kennenzulernen (d. h. zur Hybridisationsvermeidung), sondern auch dazu, gefährdende auffällige Reize unnötig, ja unwirksam zu machen. Dasselbe sollte auf dem Festland wie auf Inseln für die Enten-♀♀ gelten, die ja einem besonderen Raubfeinddruck während der Brutzeit ausgesetzt sind. Immer dann, wenn den ♂♂ wegen einer zufälligen Überzahl der ♀♀ die entscheidende Rolle bei der Verpaarung zufällt, sollte die Reizwirksamkeit auffälliger Merkmale unterbunden werden, was am

¹⁷⁾ Dieser Gedanke wurde unabhängig von mir auch von LOFTS und MORTON (1968) entwickelt.

sichersten durch Prägung des jungen Erpels auf einen erfolgreichen Typ (nämlich die Entenmutter, die ihn aufziehen konnte) erreicht wird.

Die Reaktion auf den Partner mit Hilfe eines AAM und/oder unspezifischer Reizbeantwortung hat dagegen den Vorteil, durch zusätzliche Merkmale steigerbar zu sein, die mit der Fertilität des Erpels korreliert sein können (im Fall der Enten nicht mit dem Hormonspiegel, wohl aber mit dem Gesundheitszustand, denn kranke Enten mausern unvollkommen). Außerdem bildet eine dimorphe Art für den Räuber zwei verschiedene Suchbilder, was den wegen der Brut gefährdeten ♀♀ Entlastung bringen könnte.

Unter starkem Freßfeinddruck wird dieser Vorteil jedoch aufgehoben und ein spezialisierender Lernvorgang vorteilhafter. Es muß betont werden, daß auch bei der Prägung nur auf solche Merkmale fixiert wird, die sich relativ zur Prägungszeit langsam verändern oder die konstant bleiben, wie z. B. Gefiederfarbe, Gestalt. Demgegenüber bleiben die während dieser Zeit variableren Reize (z. B. Töne, Bewegungen) quantitativ und qualitativ generalisierbar, d. h. sie können gesteigert werden. In bezug auf Töne und Bewegungen kann also später dazugelernt und damit neue Reizgebung beantwortet werden.

b) Die Population kann aber auch aus Futterkonkurrenz- oder Raubfeindgründen rein nachtaktiv werden. Dann spielen optische Reize wie Prachtkleider oder optisch wirksame Balzbewegungen eine geringere oder keine Rolle bei der Verpaarung. (Falls jedoch gewisse akustische Reize kausal mit ihrer Ausführung verbunden sind, haben sie wieder Selektionswert.)

(2) *Es ist kein Raubfeind vorhanden*

Die Population ist hauptsächlich durch das Nahrungsangebot eingeschränkt. Unter diesen Umständen ist es unwahrscheinlich, daß die ♀♀ einen sehr starken Selektionsdruck auf die ♂♂ ausüben können, schon gar nicht, wenn diese etwa durch Rivalitätskämpfe dezimiert werden. Die ♀♀ müssen unter diesen Umständen „nehmen, was kommt“. Ein solches ♂♂: ♀♀-Verhältnis würde natürlich auch eine Umstellung nördlicher Arten auf ständiges Schlichtkleid in südlichen Brutbedingungen beschleunigen, da die ♀♀ nicht mehr gegen unpräzise Farbmerkmale selektieren könnten.

Natürlich können die Bedingungen von 1a) und b) gleichzeitig auf die Art wirken und alle Bedingungen (1a, b und 2) können historisch nacheinander auf sie eingewirkt haben. Beide Möglichkeiten führen zu einem Abbau von auffälligen Merkmalen. Dennoch sollte man zwei Richtungen unterscheiden können:

Von 1a) ausgehend, erwartet man eine Verringerung der Reizmerkmale der ♂♂, zusammen mit einer erhöhten Wirkung der übrigbleibenden auf die ♀♀. Beim ♀ wären Reizbewertungsgrenzen, wie sie z. B. durch Prägung gesetzt werden, von Vorteil.

Aus 1b) und 2) sollten verwischte, unpräzise Merkmale resultieren, wobei die Unterschiede innerhalb der Population groß sein könnten. (Solche Populationsdifferenzen an einem Merkmal, das keinem Selektionsdruck mehr unterliegt, findet man z. B. in der Augenausbildung von Höhlenfischen.)

Die geforderten Reduktionsrichtungen sind bei den Enten tatsächlich verwirklicht: So fehlen z. B. *A. laysanensis* (Inselpopulation, nachtaktiv), einer nahen Verwandten der Stockente, präzise Farbmerkmale und sie führt die Balzbewegungen in geringer Formalisationshöhe aus. *A. aucklandica chlorotis* (Inselpopulation, nachtaktiv) zeigt nach DELACOUR (1964) starke

Schwankungen in der Gefiederfarbe der Erpel, die zwischen voll ausgebildetem Prachtkleid und völligem Fehlen desselben variieren. Typisch für eine solche Art mit begrenztem Lebensraum ist auch ihre große Aggressivität gegen andere Enten.

Den nach 1a) zu erwartenden Formen entsprechen *A. luzonica*, *superciliosa*, *undulata* mit einem Minimalprachtkleid und die südamerikanischen und afrikanischen Arten *spinicauda*, *flavirostris*, *erythrorhyncha*, *bahamensis* und *capensis* mit Minimalprachtkleid, teilweiser Reduktion der Balzbewegungen und mindestens bei den beiden ersten Formen Prägnanz der ♀♀ (SCHUTZ 1965).

Gegen die Deutung der unterschiedlichen Prachtkleider und Gesellschaftsspielformen ausschließlich oder überwiegend als Hybridisationsbarrieren spricht neben den geringen Unterschieden in der Balz nahverwandter sympatrisch lebender Arten vor allem, daß ein Großteil der prachtkleidlosen Arten mit reduzierter Balz gerade sympatrisch mit ebenso unauffälligen Arten vorkommt, ohne daß höhere Hybridenzahlen aus der Natur bekannt geworden wären (s. Tab. 2). Also läßt sich Hybridisation ohne solche Merkmale gut verhindern; sie kann, wie SIBLEY zeigte, durch Prachtkleider geradezu gefördert werden. Die Gründe für den guten Schutz gegen Bastardierung bei den prachtkleidlosen Arten sind sicher teilweise in Lernvorgängen zu suchen.

Noch ist unklar, warum die Arten mit auf eine Bewegung reduzierten Gesellschaftsspiel jeweils eine verschiedene wählten (*capensis*: Kzh, *bahamensis*: Abf, *spinicauda*: Grf). Ob dies der Artunterscheidung dient, die ja auch gelernt sein könnte, ob es mit akustischen AAMs zusammenhängt oder Zufall ist, kann bisher noch nicht entschieden werden.

An den Arten *bahamensis*, *capensis* und *erythrorhyncha* wird jedoch deutlich, daß einer der Hauptgründe für die Reduktion der Balz Schutz vor Gefährdung durch Auffälligkeit ist. Diese Arten lassen alle eine weitgehende Reduktion der akustischen Balzkomponente erkennen, die wohl schwer anders als mit starker Gefährdung durch Raubfeinde zu erklären ist. *Bahamensis* und *erythrorhyncha* haben die besondere Schnabelbewegung und den Atemstoß des Balzrufs der nahverwandten Spießenten verloren und äußern nur noch den „gee“-Laut (s. LORENZ 1941), der kaum zu hören ist. *Capensis* hat zwar an Bewegung und Atemstoß nichts geändert, die Tiere bringen damit aber nur ein sehr leises „Jiib“ hervor, das nur auf kürzeste Entfernung wahrgenommen werden kann. Alle drei Arten haben daher an Reizwirksamkeit über größere Entfernung verloren, sowohl für den Freßfeind als auch für die eigenen ♀♀. Ebenso ist das „Decrescendo“ der ♀♀ dieser Arten leiser, weniger silbig und seltener als bei anderen Arten.

Bei den meisten prachtkleidlosen Arten, die die Balz vereinfacht haben, hat das Ausmaß der Landbalz zugenommen:

Die Arten ohne Prachtkleid mit meist reduzierter Balz zeigen also im allgemeinen eine ausgeprägte Neigung, beim Gesellschaftsspiel zeitweise das Land aufzusuchen. Es bedarf wiederum genauer ökologischer Untersuchungen, um zu klären, in welchem Zusammenhang diese Aktivität auf dem Land steht. Die Futterkonkurrenz ist in südlichen Gebieten sicher groß, da mehr Arten einen gemeinsamen Lebensraum besiedeln als im Norden. Möglicherweise sind die prachtkleidlosen Arten in der Lage, in andere Futtergebiete überzuwechseln, z. B. auf ufernahe Wiesen- und Waldregionen usw. Einige Angaben aus DELACOUR (1964) sprechen dafür. In diesen neuen Futter-

Tab. 18

Art	akustische und optische Auffälligkeit des Gesellschaftssp.	Anzahl *	Prachtkleid	Landbalz
<i>platyrhynchos</i>	x x x	3	x x	-
<i>crecca</i>	x x x	4	x x	-
<i>castanea</i>	x x x	4	x x	-
<i>strepera</i>	x x x +	3	x	-
<i>falcata</i>	x x	2	x x	-
<i>acuta</i>	x	2	x	(+)
<i>spinicauda</i>	x	1	-	x
<i>bahamensis</i>	-	1	-	x
<i>erythrorhyncha</i>	-	-	-	x x
<i>capensis</i>	x	1	-	x x x
<i>flavirostris</i>	x x x	3	-	x x x x

Zeichenerklärung: — gar nicht; x — schwach ausgebildet; xx — stärker ausgebildet; xxx — stark ausgebildet; xxxx — sehr stark; (+) — andeutungsweise; * — Anzahl verschiedener Balzbewegungen

gebieten ist allerdings ein sehr viel größerer Selektionsdruck gegen auffällige Farben, Bewegungen und Töne zu erwarten, da Tauchen als Fluchtmöglichkeit entfällt. Nur *flavirostris* mit ihrer sehr auffälligen Landbalz fügt sich nicht in dieses Bild, allerdings ist diese Art mit ihrer nördlichen Verwandten *crecca* der geschickteste und schnellste Flieger unter den Schwimm-entenarten.

Mindestens bei den oben besprochenen, stimmlich reduzierten Arten ohne Fernwirkung, wird die besonders von VON DE WALL (1963) unterstrichene Funktion des Gesellschaftsspiels, artgleiche Individuen zusammenzuführen, wobei dann Verpaarung und Paarzusammenhalt von den Verhaltensweisen der gerichteten Balz (Paarverhalten) allein gewährleistet werden soll, äußerst fraglich. Sehr viel eher wirken diese Bewegungen und leisen Rufe wie ein Prachtkleid unspezifisch erregend auf schon anwesende ♀♀ und dienen somit der Partnerwahl. Eine Fernwirkung haben sie jedenfalls nicht mehr.

Der Funktions- und damit Strukturunterschied der Verhaltensweisen liegt nur darin, daß die Gesellschaftsspielbewegungen vergleichbare, häufig wiederkehrende anreizende Signale darstellen müssen, um die Weibchen zur Wahl des Erpels, d. h. zur Verpaarung zu stimulieren, wogegen im Paarverhalten feinste Anzeichen für die Reaktionsbereitschaft des Partners wichtig sind, um das Paar zu gemeinsamen Aktionen zu synchronisieren.

Zusammenfassung

1. Die Form der Balzbewegungen Grf, Kzh, Abf und Afr unterscheidet sich bei den einzelnen Arten in 5 Punkten: a) in der „Aufwendigkeit“, b) in der Ausprägung von variabler, typischer oder fixierter Intensität, c) im Maß der Synchronisation der Einzelteile und d) im Einfügen oder Verlust von Teilelementen der Bewegungen.

2. Bewegungsdauer und Anzahl von ausgeführten Bewegungen pro Zeiteinheit sind aus der Größe der Tiere nur teilweise ableitbar. Andere Faktoren z. T. der Bewegungsform spielen eine übergeordnete Rolle.

3. Die Anzahl der Artvertreter, die andere als die arttypischen starren Sequenzen zeigen, ist erstaunlich hoch (bis zu 10%).

4. Drei Arten (*strepera*, *falcata* und *spinicauda*) haben gewisse Voraussetzungen in der Auslösbarkeit von Grf und Kzh für die sonst verbreitete Sequenz Grf-Kzh: alle drei zeigen bei höherer Balzintensität relativ mehr Kzh. Diese Tatsache wird als Schwellenunterschied gedeutet. Bei der Art *falcata* ist die Bewegung mit der höheren Schwelle gleichzeitig die insgesamt häufigste.

5. Jungtiere der untersuchten Arten *platyrhynchos*, *acuta*, *spinicauda*, *strepera* und *flavirostris* zeigen eine von der Erwachsenenbalz verschiedene Jugendbalz, in der Bewegungen vorkommen (Afr bei *platyrhynchos*, *acuta* und *spinicauda*, sowie Kzh und Abf bei *spinicauda*), die den Erwachsenen fehlen. Die ersten Bewegungen haben noch keine typische oder fixierte Intensität, und von Erwachsenen gezeigte starre Sequenzen sind anfangs noch nicht ausgebildet.

6. Mischlinge zwischen bewegungspositiven und -negativen Arten der Krick-, Kastanien-, Stock-, Pfeif- und Spießentenartigen zeigen ihre Bewegungen komplett ohne Reduktion. Wie das Auftauchen von bestimmten Verhaltensweisen an Mischlingen zwischen zwei bewegungsnegativen Arten beweist, müssen bei den Vertretern dieser Gruppen, die die Bewegung in der Balz vermissen lassen, die Voraussetzungen latent vorhanden sein.

7. Mischlinge mit Vertretern der Blauflügelgruppe zeigen diese Besonderheit nicht; sie reduzieren die Balzbewegungen ebenso stark wie Mischlinge mit *Aix*- oder *Aythya*-Arten.

8. Eine nur von einem Elternteil stammende Koppelung wird vom Mischling meist ausgeführt, unabhängig davon, ob er die Bewegungen reduziert zeigt oder nicht.

9. Mischlinge zeigen häufig Koppelungsgruppen, die keine der Elternarten ausführt.

10. Das Auftauchen oder Fehlen von Verhaltensweisen in der Balz der Mischlinge und reiner Arten könnte mit einfachen Schwellenverschiebungen zwischen den Bewegungen erklärt werden.

11. Von LORENZ und W. von de WALL gefundene „Neukombinationen“ von Verhaltensmustern sind wahrscheinlich Überlagerungen von Bewegungen, die eine ähnliche Auslösemotivation haben.

12. Alle untersuchten Arten bis auf die Blauflügelenten stammen nach diesen Befunden von einer Ausgangsform ab, die alle 4 Bewegungsweisen und die Grundlagen für die starre Sequenz Grf-Kzh in der Balz aufwies. Die australischen Kastanienenten kommen diesem Typ am nächsten.

13. Das Homologisieren von Komplexbewegungen, deren Teilkomponenten in der betreffenden Situation (z. B. Balz) weit verbreitet sind, ist vom Nachweis der Verwandtschaft abhängig.

14. Die Herausbildung von komplexen Balzbewegungen könnte ein evolutionistisch gesehen einfacher Vorgang sein; auch besteht die Möglichkeit unter einem bestimmten Selektionsdruck, eine Bewegung in eine nicht-homologe andere „umzuwandeln“. All dies setzt die Wahrscheinlichkeit für eine konvergente Entstehung solcher Koordinationen herauf.

15. Es fehlt jeder Beweis dafür, daß die Unterschiede in der Balz der untersuchten Arten als Hybridisationsbarrieren entstanden sind. Nah verwandte Arten und Unterarten, lassen die Balz selbst dann fast unverändert, wenn sie sympatrisch leben.

16. Wahrscheinlich sind nur große Änderungen in der Lebensweise der Arten — wie Übergang zur Nachtaktivität, Besiedelung gefährlicher Marsch-

und Wiesengebiete, in denen Tauchen als Fluchtmöglichkeit entfällt u. a. — von Änderungen (besonders Reduktionen) der Balz begleitet worden.

17. Die mögliche Selektionswirkung auf Balz- und Prachtkleid-Reduktion wird diskutiert.

Summary

On the Evolutionary Development of Courtship in Dabbling Ducks

1. The form of the courtship movements Grunt-whistle (Grf), Head-up-Tail-up (Kzh), Down-up (Abf), and Bridling (Afr) differ among the individual species in 5 ways: a) in the conspicuousness of the movement; b) in being of variable, typical, or fixed intensity; c) in the degree of synchronization of individual elements; and d) in either the presence or loss of partial elements of the movements.

2. The duration and number of movements performed per unit time may only in part depend upon the size of the animal. The form of the movement itself plays, at least in part, a very great role.

3. The number of conspecifics that show a-typical fixed sequences is surprising high (up to 10%).

4. In 3 series (*strepera*, *falcata*, and *spinicauda*), the appearance of Grf and Kzh in the otherwise wide-spread fixed sequence Grf-Kzh is worth mention: all three show relatively more Kzh during high-intensity courtship. This is interpreted as a difference in threshold. In *falcata*, the movement with the highest threshold is at the same time the most frequent of all performed.

5. Juveniles of the investigated species *platyrhynchos*, *acuta*, *spinicauda*, *strepera*, and *flavirostris* show patterns in their juvenile courtship which are lacking in that of the adults: Afr in *platyrhynchos*, *acuta*, and *spinicauda*; Kzh and Abf in *spinicauda*. The early movements have no typical or fixed intensity, and the fixed sequences showed by the adults are not yet developed.

6. Hybrids between movement-positive and -negative species of the Teal, Chestnut Teal, Mallard, Wigeon, and Pintail groups produce fixed sequence patterns without alteration or loss of individual elements. As shown by the occurrence of certain behaviour patterns in hybrids of 2 movement-negative species, the potential for movements which are lacking in the courtship of members of this group lies latent within the behaviour repertoire.

7. Hybrids of the Blue-wing group show no evidence of this peculiarity; they lose certain elements of their courtship movements as markedly as do hybrids of the *Aix* or *Aythya* species.

8. Coupled elements which stem from one parent only are usually present in the hybrid repertoire, independent of whether the movements are reduced or not.

9. Hybrids frequently show coupled groups which are not present in either of the parents.

10. The appearance or lack of behaviour patterns in the courtship of the hybrids or the pure species could be explained by simple shifts in the thresholds from one pattern to another.

11. The „Neukombinationen“ of behaviour patterns described by Lorenz and W. von de Wall are probably an overlapping of movements which have similar releasing motivations.

12. According to these findings, all of the species investigated with the exception of the Blue-wings have developed from an ancestral form which

showed all 4 movement patterns, plus the basic structure of the fixed sequence Grf-Kzh. The Australian Chestnut Teal is most closely related to this ancestral form.

13. The homologization of complex movements, whose individual elements are wide-spread in this situation (for example, courtship) can be established only if it is first shown that the species themselves are related.

14. The development of complex courtship movements may be the result of a simple evolutionary process; there is also the possibility of shifting a movement into another non-homologous form by means of applying a certain selection pressure. All of this supports the probability of development of such coordinated movements through convergent evolution.

15. Proof is lacking that the differences in courtship behaviour between the species investigated developed as isolating mechanisms. The courtship of closely related sympatric species and sub-species does not show any alteration.

16. Modification of courtship probably accompanies only dramatic changes in the species' way of life, such as a change-over to nocturnal habits, or habitat extension into dangerous marsh and meadow regions, where diving as an escape mechanism becomes useless.

17. The possible action of natural selection on alteration in courtship and breeding plumage is discussed.

Literaturverzeichnis

- DELACOUR, J., und E. MAYR (1945): The family Anatidae. Wilson Bull. 57, 3—55 • DIES. (1956): The waterfowl of the World. Vol. II. Country Life, London • HAGGAG, A. (1966): Der „Esterasetyp“ — ein physiologisch-chemisches Differenzierungsmerkmal in der Klasse Vögel (Aves). Diss. der Naturwissenschaftl. Fakultät der Universität München • HEINROTH, O. (1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Proc. V. Intern. Ornith. Congr. Berlin 598—702 • HÖHN (1947): Sexual behaviour and seasonal changes in the gonads and adrenals of the mallard. Proc. Zool. Soc. London 117, 281—304 • HOLST, E. v. (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 409—422 • HUBER, F. et al. (1960): Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirns bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. Z. vergl. Physiol. 40, 60—132 • JOHNSGARD, P. A. (1960a): A quantitative study of sexual behavior of mallards and blackducks. Wilson Bull. 72, 135—155 • Ders. (1960b): Classification and evolutionary relationships of the sea ducks. Condor 62, 426—433 • Ders. (1961): The Taxonomy of the Anatidae — a behavioral Analysis. Ibis 103a, 71—85 • Ders. (1965): Handbook of Waterfowl Behavior. Cornell University Press • Ders. (1966): Behavior of the Australian Musk Duck and Blue-billed duck. Auk 83, 98—110 • LANNOY, J. de (1967): Zur Prägung von Instinkthandlungen. (Untersuchungen an Stockenten und Kolbenenten.) Z. Tierpsychol. 24, 162—200 • LOFTS, B., und R. K. MURTON (1968): Photoperiodik und physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. J. Zool., London 155, 327—394 • LORENZ, K. (1939): Über Ausfallserscheinungen im Sozialverhalten von Haustieren und ihre sozial-psychologische Bedeutung. Aus: „Charakter und Erziehung“, Ber. v. 16. Kongr. Dtsch. Ges. f. Psychol. • Ders. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. J. Ornith. 89, (Suppl.), 194—294 • Ders. (1951): Ausdrucksbewegungen höherer Tiere. Naturwiss. 38, 113—116 • Ders. (1960): Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung. Fortschritte der Zoologie 12, 265—294 • Ders. und W. von DE WALL (1960): Die Ausdrucksbewegungen der Sichelente *A. falcata* L. J. Ornith. 101, 50—60 • MCKINNEY, D. G. (1953): Studies on the behaviour of the Anatidae. Ph. D. Thesis, Univ. of Bristol, England • Ders. (1961): An analysis of the displays of the European eider *Somateria m. mollissima* and the Pacific eider *S. m. v. nigra* Bonaparte. Behaviour, Suppl. VII • Ders. (1965a): The displays of the American green-winged teal. Wilson Bull. 77, 112—121 • Ders. (1965b): The comfort movements of Anatidae. Behaviour 25, 120—220 • MEYERRECKS, A. J. (1960): Breeding behavior of four species of North American herons. Publ. of the Nuttall Ornith. Club, 2 • MORRIS, D. (1957): „Typical intensity“ and its relation to the problem of ritualization. Behaviour 11, 1—120 • MYRES, M. T. (1959a): The behavior of the sea-ducks and its value in the systematics of the tribes Mergini and Somateriini, of the family Anatidae. Ph. D. Thesis, Univ. British Columbia • Ders. (1959b): Display behavior of bufflehead, scoters and goldeneyes at copulation. Wilson Bull. 71, 159—168 • RENSCH, B. (1949): Biologische Gefüge-

gesetzlichkeiten. Aus: Das Problem der Gesetzlichkeit. Meiner Verlag, Hamburg • SCHUTZ, F. (1965a): Sexuelle Prägung bei Anatiden. Z. Tierpsychol. **22**, 50—103 • Ders. (1965b): Homosexualität und Prägung. Psychol. Forsch. **28**, 439—463 • SHARPE, R. S., und P. A. JOHNSGARD (1966): Inheritance of behavioral characters in F₂ mallard x pintail hybrids. Behaviour **27**, 259—272 • SILBLEY, Ch. G. (1954): Hybridization and sexual Selection as factors in the evolution of Species recognition signals in birds. (Manuskript) • v. DE WALL, W. (1961a): (unpubl. Dissertation) • Ders. (1961b): Die Ausdrucksbewegungen der Kapente *A. capensis* Gmelin. J. Ornith. **102**, 24—27 • Ders. (1962): Die Ausdrucksbewegungen der Marmelente. J. Ornith. **103**, 150—152 • Ders. (1963): Bewegungsstudien an Anatinen. J. Ornith. **104**, 1—115 • WICKLER, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. der Zool. **13**, 303—365 • Ders. (1965): Über den taxonomischen Wert homologer Verhaltensmerkmale. Naturwiss. **52**, 441—444 • Ders. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: Die Evolution der Organismen (G. HEBERER ed.) Bd. I 420—508 (3. Aufl.) • WOOLFENDEN, G. E. (1961): Postcranial osteology of the waterfowl. Bull. Florida State Museum, Biological Sciences, **6**, 1—129.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Dagmar Kaltenhäuser, 1 Berlin 36, Cuvrystr. 32.